

ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΘΕΣΣΑΛΙΑΣ
ΣΧΟΛΗ ΓΕΩΠΟΝΙΚΩΝ ΕΠΙΣΤΗΜΩΝ
ΤΜΗΜΑ ΓΕΩΠΟΝΙΑΣ ΙΧΘΥΟΛΟΓΙΑΣ ΚΑΙ ΥΔΑΤΙΝΟΥ
ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝΤΟΣ

ΠΡΟΠΤΥΧΙΑΚΗ ΔΙΠΛΩΜΑΤΙΚΗ ΕΡΓΑΣΙΑ

**«Επίδραση των περιβαλλοντικών παραγόντων στην φαινοτυπική
πλαστικότητα εκτρεφόμενων ιχθυδίων » (Emerging issues in fish
larvae research: the case of phenotypic plasticity).**

ΓΟΥΓΟΥΣΗΣ ΦΙΛΙΠΠΟΣ

ΒΟΛΟΣ 2021

«Επίδραση των περιβαλλοντικών παραγόντων στην φαινοτυπική πλαστικότητα εκτρεφόμενων ιχθυδίων » (Emerging issues in fish larvae research: the case of phenotypic plasticity).

Τριμελής εξεταστική επιτροπή:

Παναγιωτάκη Παναγιώτα, Καθηγήτρια, Υδατοκαλλιέργειες, Τμήμα
Γεωπονίας Ιχθυολογίας και Υδάτινου Περιβάλλοντος, Σχολή
Γεωπονικών Επιστημών, Πανεπιστήμιο Θεσσαλίας, **Επιβλέπουσα**

Νεοφύτου Νικόλαος, Αναπληρωτής Καθηγητής, Υδατοκαλλιέργειες &
Περιβάλλον, Τμήμα Γεωπονίας Ιχθυολογίας και Υδάτινου
Περιβάλλοντος, Σχολή Γεωπονικών Επιστημών,
Πανεπιστήμιο Θεσσαλίας, **Μέλος**

Γκολομάζου Ελένη, Επίκουρη Καθηγήτρια, Προστασία-Ευζωία Ιχθύων,
Τμήμα Γεωπονίας Ιχθυολογίας και Υδάτινου Περιβάλλοντος, Σχολή
Γεωπονικών Επιστημών, Πανεπιστήμιο Θεσσαλίας, **Μέλος**

ΕΥΧΑΡΙΣΤΙΕΣ

Θα ήθελα να ευχαριστήσω την επιβλέπουσα της εργασίας αυτής, κ. Παναγιώτα Παναγιωτάκη για την πολύτιμη βοήθειά της και τη διαρκή υποστήριξή της κατά τη συγγραφή της εργασίας, καθώς και τα μέλη της εξεταστικής επιτροπής, αποτελούμενη από τον κ. Νεοφύτου Νικόλαο και την κα. Ελένη Γκολομάζου.

Περιεχόμενα

ΕΥΧΑΡΙΣΤΙΕΣ

ΠΕΡΙΛΗΨΗ

ABSTRACT

Κεφάλαιο 1 ^ο : Ιχθυοκαλλιέργια.....	13
1.1 Γενικά.....	13
1.2 Ιστορικά στοιχεία	13
1.3 Υδατοκαλλιέργειες στην Μεσόγειο και συστήματα ιχθυοκαλλιέργειας	15
1.4 Κύρια εκτρεφόμενα είδη	16
Κεφάλαιο 2ο : Επίδραση υδατοκαλλιεργειών στο περιβάλλον	19
2.1 Γενετική ρύπανση	19
2.2 Απελευθέρωση θρεπτικών και επιβλαβών ουσιών	21
2.4 Διασπορά ασθενειών	25
Κεφάλαιο 3ο : Επίδραση του εξωτερικού περιβάλλοντος στις προνύμφες ψαριών ιχθυοκαλλιέργειες	28
3.1 Γενικά.....	28
3.2 Φυσικές παράμετροι.....	30
3.2.1 Θερμοκρασία νερού	30
3.2.2 Αλατότητα.....	42
3.2.3 Αιωρούμενα σωματίδια-θολερότητα νερού	45
3.3. Χημικές παράμετροι.....	46
3.3.1 Διαλυμένο οξυγόνο	46
3.3.2 pH.....	49
3.3.4 Χημικοί ρύποι	56
3.4 Βιολογικές παράμετροι	58
3.4.1 Διατροφικοί παράγοντες	58

ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ

ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

Εικόνα 1.4.α : Το είδος <i>Sparus aurata</i> (κοινή τσιπούρα).....	14
Εικόνα 1.4.β : Το είδος <i>Dicentrarchus labrax</i> (κοινό λαβράκι).....	15
Εικόνα 1.4.γ : Παγκόσμια παραγωγή λαβρακίου.....	16

ΠΕΡΙΛΗΨΗ

Ο τομέας της ιχθυοκαλλιέργειας αποτελεί έναν από τους σημαντικότερους οικονομικούς τομείς στην Ελλάδα που παρουσίασε αξιοσημείωτη αύξηση τα τελευταία χρόνια. Η ανάπτυξη αυτή του τομέα της ιχθυοκαλλιέργειας κατατάσσει την Ελλάδα ανάμεσα στους τρεις κορυφαίους προμηθευτές της παγκόσμιας αγοράς εκτρεφόμενων ψαριών στον κόσμο.

Όμως ο τομέας της ιχθυοκαλλιέργειας απαιτεί συνεχή παρακολούθηση καθώς βρίσκεται σε άμεση αλληλεπίδραση με το περιβάλλον και περιοχή που εντοπίζεται. Η αλληλεπίδραση αυτή περιλαμβάνει τόσο την επιρροή των ιχθυοκαλλιεργειών στο

υδάτινο περιβάλλον αλλά και την επιρροή του υδάτινου περιβάλλοντος στα εκτρεφόμενα ιχθύδια και ιδιαίτερα στα έμβρυα και προνύμφες των ψαριών που αποτελούν το πιο ευαίσθητο στάδιο ανάπτυξης των ιχθυδίων.

Στην παρούσα έρευνα θα μελετηθεί η επίδραση των περιβαλλοντικών παραγόντων στην φαινοτυπική πλαστικότητα των προνυμφών ιχθυδίων. Αναλυτικότερα θα πραγματοποιηθεί μία ανάλυση του κλάδου της ιχθυοκαλλιέργειας στον Ελλαδικό χώρο και η επιρροή του στο υδάτινο περιβάλλον ενώ ακόμα θα αναλυθούν όλοι εκείνοι οι παράγοντες που επηρεάζουν τα φαινοτυπικά χαρακτηριστικά των προνυμφών ιχθυδίων όπως και ο τρόπος επιρροής τους.

Λέξεις κλειδιά : ιχθυοκαλλιέργεια, φαινότυπος, προνύμφες ψαριών

ABSTRACT

The fish farming sector is one of the most important economic sectors in Greece that has shown significant growth in recent years. This development of the fish farming sector ranks Greece among the top three suppliers in the world market of farmed fish in the world.

However, the fish farming sector is a constant monitoring as it is in direct interaction with the environment and area that is located. This interaction includes both the influence of aquaculture on the aquatic environment and the influence of the aquatic

environment on farmed juveniles and especially on the fry and larvae of fish which are the most sensitive stage of juvenile development.

In the present study, the effect of environmental factors on the phenotypic plasticity of fish larvae will be studied. A more detailed analysis of the fish farming industry in Greece and its influence on the aquatic environment will be carried out, while all those factors that affect the phenotypic characteristics of fish larvae as well as the way of their influence will be analyzed.

Keywords: fish farming, phenotype, fish larvae

ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Η ιχθυοκαλλιέργεια στην Ελλάδα αποτελεί έναν από τους δυναμικότερους κλάδους της οικονομίας με την Ελλάδα να διαθέτει μακρά παράδοση στην ιχθυοκαλλιέργεια. Ο ελληνικός κλάδος της ιχθυοκαλλιέργειας αντιπροσωπεύει έναν πρωτογενή τομέα με σημαντική κοινωνικοοικονομική σημασία ιδιαίτερα στις παράκτιες περιοχές.

Η Ελλάδα κατατάσσεται στους σημαντικότερους παραγωγείς εκτρεφόμενων ψαριών με τόσο σε επίπεδο Ευρωπαϊκό όσο και σε διεθνές επίπεδο καθώς εντοπίζεται στην

τριάδα των κύριων παράγωγων ψαριών ιχθυοκαλλιέργειας. Αυτό έχει οδηγήσει την Ελλάδα να αναπτύξει έναν μεγάλο και ισχυρό τομέα ιχθυοκαλλιέργειας.

Όμως αυτή η επέκταση των ιχθυοκαλλιεργειών έχει οδηγήσει σε σημαντικούς προβληματισμούς σχετικά με τις αλληλεπιδράσεις μεταξύ των εκτρεφόμενων ειδών και του περιβάλλοντος που εντοπίζεται η ιχθυοκαλλιέργεια. Τόσο η ιχθυοκαλλιέργεια έχει σημαντικές επιδράσεις για το γύρω της περιβάλλον όσο και το εξωτερικό περιβάλλον επηρεάζει τα εκτρεφόμενα ιχθύδια.

Σχετικά με την αλληλεπίδραση της ιχθυοκαλλιέργειας με το εξωτερικό περιβάλλον της, οι διάφορες εισροές ειδών αλλά και πόρων σε ένα τόσο μικρό μέρος ύδατος οδηγεί σε ορισμένες περιπτώσεις στην εμφάνιση σοβαρών επιπτώσεων στο περιβάλλον που εντοπίζεται η ιχθυοκαλλιέργεια όπως η εισροή ουσιών από την ιχθυοκαλλιέργεια προς το εξωτερικό περιβάλλον δημιουργώντας προβλήματα (σε περιπτώσεις που δεν πραγματοποιούνται ορθά οι εισροές) όπως ο ευτροφισμός και η είσοδος ουσιών στο θαλάσσιο περιβάλλον. Παράλληλα η αλληλεπίδραση των εκτρεφόμενων ειδών με τα είδη του οικοσυστήματος μπορεί να οδηγήσει σε διαταραχές της τροφικής αλυσίδας.

Βέβαια και το εξωτερικό περιβάλλον επηρεάζει άμεσα τα εκτρεφόμενα ιχθύδια σε πολλαπλά επίπεδα. Οι εξωτερικές συνθήκες του περιβάλλοντος που εντοπίζεται η ιχθυοκαλλιέργεια έχουν την ικανότητα να πραγματοποιούν μεταβολές στον φαινότυπο των εκτρεφόμενων ψαριών σε όλα τα στάδια εκτροφής τους με αποτέλεσμα να παρατηρούνται αλλαγές στο ενήλικο ιχθύδιο. Οι αλλαγές όμως αυτές δεν εντοπίζονται μόνο στο ιχθύδιο και στην προνύμφη που λαμβάνει το ερέθισμα αλλά μπορούν να μεταβιβαστούν και στους απογόνους τους λόγω του γεγονότος πως επηρεάζουν σημαντικά τον φαινότυπο των προνυμφών ψαριών προκαλώντας αλλαγές σε γονιδιακό επίπεδο ώστε να μπορέσουν τα ψάρια να ανταπεξέλθουν στις περιβαλλοντικές συνθήκες. Οι αλλαγές αυτές στο μεγαλύτερο μέρος των περιπτώσεων μεταβιβάζονται και στους απογόνους ώστε να μπορέσουν να ανταπεξέλθουν στις μεταβολές των περιβαλλοντικών συνθηκών και να μπορέσει να μεταβιβαστεί η γονιδιακή πληροφορία.

Γι' αυτό τον λόγο είναι σημαντικό να λαμβάνονται υπόψιν οι επιδράσεις του εξωτερικού περιβάλλοντος στα εκτρεφόμενα ιχθύδια ώστε να μπορέσει να ελέγχεται

η ποιότητα και τα χαρακτηριστικά των ψαριών ώστε να πληρούν τα εμπορικά
στάνταρ που έχουν τεθεί από την αγορά και τους καταναλωτές.

Κεφάλαιο 1^ο : Ιχθυοκαλλιέργεια

1.1 Γενικά

Η ιχθυοκαλλιέργεια περιλαμβάνει την εκτροφή ψαριών για εμπορικούς σκοπούς είτε σε δεξαμενές είτε σε ελεγχόμενα περιβάλλοντα όπως λίμνες. Εντοπίζονται όμως κι άλλες μορφές ιχθυοκαλλιέργειας.

Η ιχθυοκαλλιέργεια είναι η ταχύτερα αναπτυσσόμενη μέθοδος παραγωγής κι εκτροφής. Η επιταχυνόμενη ανάπτυξή της αντικατοπτρίζεται από το γεγονός πως η συμβολή της ιχθυοκαλλιέργειας στη παγκόσμια παραγωγή υδρόβιων ειδών έχει αυξηθεί αρκετά από την δεκαετία του 1950.

Η ιχθυοκαλλιέργεια αποτελεί σημαντική δραστηριότητα σχεδόν σε όλες τις χώρες της Νότιας Ευρώπης και της Βόρειας Αφρικής με τις ιχθυοκαλλιέργειες να εμφανίζονται κυρίως στην Γαλλία, Ισπανία, Ιταλία, Τουρκία κι Ελλάδα όπου και αποτελούν τους κύριους παραγωγούς εκτρεφόμενων ψαριών.

Το 2018 η Ελλάδα αποτέλεσε τον 3^ο σε σειρά παραγωγό ψαριών ιχθυοκαλλιέργειας στον κόσμο και τον 1^ο στην Ε.Ε με τα εκτρεφόμενα ψάρια να είναι το 2^ο πιο εξαγώγιμο προϊόν για τα έτη 2018-2019 με κύρια είδη το λαβράκι και την τσιπούρα. Η θαλάσσια ιχθυοκαλλιέργεια (κυρίως λαβράκι και τσιπούρα) κατέχει δεσπόζουσα θέση, αντιπροσωπεύοντας σχεδόν το 82,5% του όγκου και το 96,3% της αξίας της συνολικής παραγωγής υδατοκαλλιέργειας στη χώρα.

1.2 Ιστορικά στοιχεία

Στην περιοχή της Μεσογείου η υδατοκαλλιέργεια ξεκίνησε από τους αρχαίους Αιγύπτιους. Σε Αιγυπτιακούς τάφους του 2500 π.Χ. έχουν εντοπιστεί τοιχογραφίες με άντρες που αφαιρούν τιλάπια από λίμνες με ψάρια. Οι Ετρούσκοι στην Ιταλία επιδίδοντας στην ιχθυοκαλλιέργειας τον 6^ο αιώνα π.Χ. ενώ οι Έλληνες έκτρεφαν μαλάκια και οστρακοειδή από τον 5^ο αιώνα π.χ. Οι Ρωμαίοι καλλιεργούσαν θαλάσσια είδη όπως το λαβράκι και η τσιπούρα τα οποία ήταν δημοφιλείς μεζέδες της εποχής εκείνης.

Στη συνέχεια εντοπίζονται τον 15^ο αιώνα ιχθυοκαλλιέργειες μεγάλης κλίμακας σε λιμνοθάλασσες της Αδριατικής. Οι δραστηριότητες ιχθυοκαλλιέργειας προωθούνταν στα πλαίσια της απαγόρευσης κατανάλωσης κρέατος τις Παρασκευές για θρησκευτικούς λόγους.

Η σύγχρονη ιχθυοκαλλιέργεια ξεκίνησε τη δεκαετία του 1980 με την εκτροφή λαβρακιού και τσιπούρας, μετά από μια σημαντική ανακάλυψη στον κύκλο ζωής αυτών των ειδών. Στην Ελλάδα η ιχθυοκαλλιέργεια εμφανίστηκε στις αρχές της δεκαετίας του 1980 έπειτα από ισχυρή υποστήριξη της ΕΕ για την ίδρυση πιλοτικών εκμεταλλεύσεων και μέσω της μεταφοράς τεχνολογίας κλωβών και γνώσεων από βιομηχανίες σολομού, ιδίως από τη Σκωτία, και με την τεχνολογία εκτροφής από τη Γαλλία και την Ισπανία.

Με τα χρόνια καθώς και την συσσωρευμένη εμπειρία και τεχνογνωσία στις αρχές της δεκαετίας του 1990 μπόρεσε να επιτευχθεί υψηλή παραγωγή όπου δημιουργήθηκαν μεγάλες μονάδες ιχθυοκαλλιέργειας. Κατά συνέπεια, υπήρξε εκθετική ανάπτυξη του κλάδου, με αρκετές περιόδους κρίσης (1999–2002 και 2007–2008) που οδήγησαν σε παρατεταμένες περιόδους χαμηλών τιμών, πράγμα που οφείλεται κυρίως στην ανεξέλεγκτη παραγωγή η οποία έφτασε ακόμα και τους 140.000 τόνους σε κάποια διαστήματα αλλά και στην μη επαρκή και αποτελεσματική στήριξη μάρκετινγκ.

Από το 2015, η βιομηχανία εισήλθε σε μια φάση αναδιάρθρωσης και ενοποίησης, με 63 εταιρείες και παραγωγή περίπου 110.000 τόνων. Η ανάπτυξη του κλάδου εξαρτάται από τη διαθεσιμότητα κατάλληλου χώρου, ο οποίος είναι περιορισμένος.

Η παραδοσιακή ιχθυοκαλλιέργεια λιμνοθάλασσας και γλυκού νερού είναι τα κύρια συστήματα καλλιέργειας όμως έχουν περιορισμένο δυναμικό και ικανότητα επέκτασης.

Στην Ελλάδα από το 2012–13, υπήρχαν 1.045 εγκαταστάσεις υδατοκαλλιέργειας, από τις οποίες το 57% ήταν υδατοκαλλιέργειες μυδιών και το 36% είναι θαλάσσιες ιχθυοκαλλιέργειες συμπεριλαμβανομένων των εκκολαπτηρίων και το υπόλοιπο 7% ήταν εσωτερικές εγκαταστάσεις. Στον τομέα των θαλάσσιων ψαριών, υπήρχαν 63 εταιρείες με 336 αγροκτήματα σε όλη τη χώρα και 36 χερσαία εκκολαπτήρια. Οι θαλάσσιες καλλιέργειες μπορούν να κατηγοριοποιηθούν σύμφωνα με την ετήσια παραγωγή τους σε μικρές (<300 τόνοι), μεσαίες (300-1200 τόνοι) και μεγάλες (> 1 200 τόνοι). Η μεγάλη κατηγορία αποτελείται συχνά από ομάδες και οργανώσεις παραγωγών μεμονωμένων εταιρειών. Στην Ελλάδα, οι περισσότεροι από τους παραγωγούς είναι μικρομεσαίες οικογενειακές επιχειρήσεις.

Στην ηπειρωτική Ελλάδα εντοπίζονται 78 ιχθυοκαλλιέργειες που επικεντρώνονται στην εκτροφή ειδών του γλυκού νερού. Παράλληλα εντοπίζονται 72 οργανισμοί που

συνεργάζονται με τις ιχθυοκαλλιέργειες σε λιμνοθάλασσες κι ως επί το πλείστον είναι συνεταιρισμοί που καταλαμβάνουν χώρο 40.000 εκταρίων με παραγωγή περίπου 600 τόνων. Ο αριθμός των εκμεταλλεύσεων έχει παραμείνει σχετικά σταθερός από την περίοδο της έναρξης της κρίσης έως και σήμερα.

Παρόλο που η λαβράκι και η τσιπούρα αντιστοιχούν στο 95% της συνολικής παραγωγής, η καλλιέργεια νέων παρόμοιων ειδών κερδίζει ολοένα και περισσότερο έδαφος.

Η Ελλάδα πλέον διατηρεί περίπου το 40% της παγκόσμιας παραγωγής σε εκτρεφόμενα ψάρια και ακολουθείται από την Τουρκία που διαθέτει ποσοστό 30% αλλά κι άλλες Μεσογειακές χώρες.

1.3 Υδατοκαλλιέργειες στην Μεσόγειο και συστήματα ιχθυοκαλλιέργειας

Αρκετά θαλάσσια είδη ψαριών έχουν εκτραφεί σε συστήματα ιχθυοκαλλιεργειών στην Μεσόγειο. Στην περιοχή της Μεσογείου οι κύριες χώρες εκτροφής ψαριών είναι η Γαλλία, Ισπανία, Ιταλία, Τουρκία κι Ελλάδα.

Όπως και σε άλλα μέρη του κόσμου, έτσι και στην περιοχή της Μεσογείου η επιταχυνόμενη ανάπτυξη της ιχθυοκαλλιέργειας οδήγησε στην βελτίωση του εισοδήματος των χωρών των περιοχών.

Θαλάσσια ιχθυοκαλλιέργεια

Οι χερσαίοι σταθμοί αναπαραγωγής παρέχουν τις εγκαταστάσεις καλλιέργειας οι οποίες είναι κυρίως κλουβιά με ψάρια εντός τους τα οποία εντοπίζονται σε προστατευμένες περιοχές από έντονες καιρικές συνθήκες. Τα κλουβιά αυτά έχουν περίμετρο περίπου 120 μέτρα και είναι κατάλληλα για την συγκράτηση περίπου 200-300 τόνων ψαριών. Αυτά έχουν την ικανότητα να αυξήσουν την παραγωγή και να προωθήσουν την βιομηχανία σε περιοχές απομακρυσμένες από τα υδάτινα περιβάλλοντα ώστε να αποφευχθούν τα περιβαλλοντικά προβλήματα. Τα ψάρια φθάνουν σε εμπορεύσιμο μέγεθος (350–450 g) σε 12–24 μήνες, ανάλογα με την τοπική θερμοκρασία του νερού που ποικίλλει μεταξύ των τοποθεσιών.

Υδατοκαλλιέργεια λιμνοθάλασσας

Στις παράκτιες λιμνοθάλασσες που εντοπίζονται κυρίως στο δυτικό και βόρειο τμήμα της Ελλάδας πραγματοποιείται εκτεταμένη υδατοκαλλιέργεια. Αυτή βασίζεται στην

συλλογή άγριων ειδών όπως λαβράκι, σπροιδή και χέλια. Στη συνέχεια τα νεαρά άτομα ωριμάζουν έως ότου να φθάσουν σε εμπορεύσιμο μέγεθος.

Υδατοκαλλιέργεια γλυκού νερού

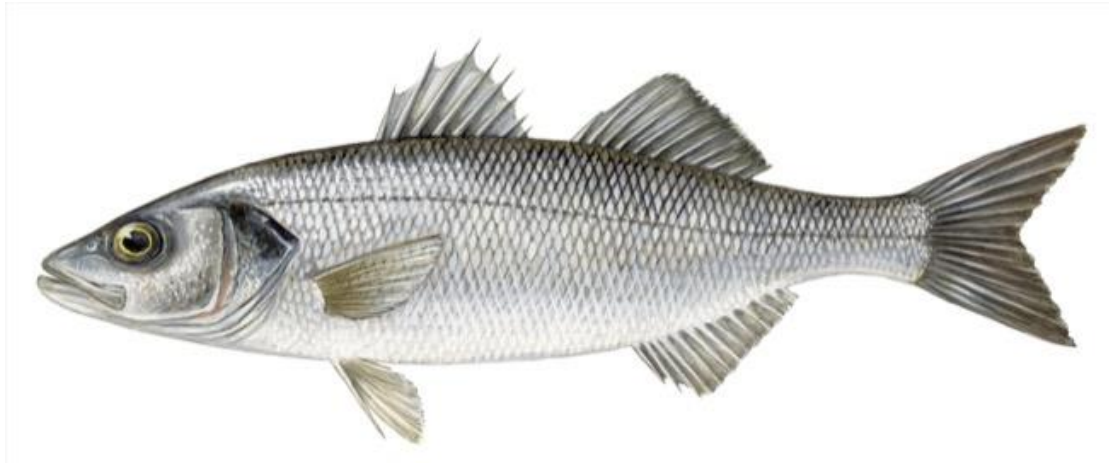
Η υδατοκαλλιέργεια γλυκού νερού περιορίζεται στις λίγες περιοχές όπου υπάρχουν ποτάμια και συνήθως επικεντρώνεται την εκτροφή πέστροφας καθώς και σε περιορισμένες ποσότητες κυπρίνων. Υπάρχουν μερικές εξειδικευμένες επιχειρήσεις με κλειστά συστήματα ανακυκλοφορίας για την ανάπτυξη χελιών όμως είναι περιορισμένης χωρητικότητας. Οι περισσότερες από αυτές τις επιχειρήσεις είναι κάθετα ενοποιημένες και παρέχουν άμεσα προϊόντα για τη βιομηχανία διατροφής.

1.4 Κύρια εκτρεφόμενα είδη

Τα κύρια εκτρεφόμενα είδη ψαριών στις ιχθυοκαλλιέργειες στην Ελλάδα είναι το λαβράκι της ευρώπης (*Dicentrarchus labrax*) και η τσιπούρα (*Sparus aurata*). Πλέον η εκτροφή τόνου του Ατλαντικού έχει σιγά σιγά ξεκινήσει να αναπτύσσεται. Η εκτροφή ξιφία και φαγκριού δεν έχει συνοδευτεί από τόση επιτυχία.



Εικόνα 1.4.α : Το είδος *Sparus aurata* (κοινή τσιπούρα) Πηγή : https://mare.istc.cnr.it/fisheriesv2/javafx.faces.resource/pictograms/sparus_aurata.jpg.xhtml?ln=images

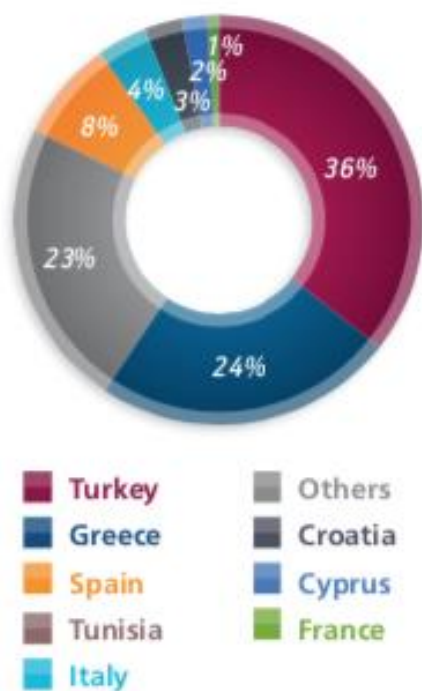


Εικόνα 1.4.β : Το είδος *Dicentrarchus labrax* (κοινό λαβράκι) Πηγή : https://mare.istc.cnr.it/fisheriesv2/javax.faces.resource/pictograms/dicentrarchus_labrax.jpg.xhtml?ln=images

Αναλυτικότερα τα κυριότερα εκτρεφόμενα είδη ψαριών είναι τα εξής :

- Τσιπούρα (*Sparusaurata*)
- Ευρωπαϊκό λαβράκι (*Dicentrarchusmabrax*)
- Πέστροφα (*Onchorynchus mykiss*)

Supply of Sea Bass & Sea Bream Global



source: FAO, FEAP, FGM

Εικόνα 1.4.γ: Παγκόσμια παραγωγή λαβρακίου Πηγή : FAO

Κεφάλαιο 2ο : Επίδραση υδατοκαλλιεργειών στο περιβάλλον

2.1 Γενετική ρύπανση

Ένας από τους κύριους περιβαλλοντικούς κινδύνους που σχετίζονται με τις δραστηριότητες της ιχθυοκαλλιέργειας στο υδάτινο περιβάλλον περιλαμβάνει τις πιθανές γενετικές αλληλεπιδράσεις μεταξύ των εκτρεφόμενων και μη εκτρεφόμενων ψαριών (Grigorakis, 2010). Επίσης η αυθόρμητη ωοτοκία των ψαριών εντός των ιχθυοκαλλιεργειών μπορεί να οδηγήσει στην απελευθέρωση γαμετών και συνεπώς στην γενετική μόλυνση στο περιβάλλον των υδρόβιων εκμεταλλεύσεων (Grigorakis, 2010).

Η εξαγωγή ψαριών από τις περιοχές ιχθυοκαλλιέργειας είναι ένα αναπόφευκτο φαινόμενο που οφείλεται σε ανθρώπινα λάθη κατά τον χειρισμό ρουτίνας, μηχανικές βλάβες και ζημιές που προκλήθηκαν από δυσμενείς καιρικές συνθήκες ή υδρόβια αρπακτικά, όπως φώκιες και δελφίνια που προσπαθούν να σχίσουν τα δίχτυα της ιχθυοκαλλιέργειας.

Στην ιχθυοκαλλιέργεια στην περιοχή της Μεσογείου δεν εντοπίζεται κάποια τρέχουσα εκτίμηση για το πραγματικό μέγεθος της γενετικής ρύπανσης των περιβαλλόντων λόγω διαφυγής εκτρεφόμενων ψαριών σε αυτό.

Ένας ακόμα τρόπος που οι ιχθυοκαλλιέργειες οδηγούν σε γενετική ρύπανση των περιοχών στις οποίες εντοπίζονται είναι η σκόπιμη ανανέωση των λιμνοθαλασσών με ψάρια που προέρχονται από την ιχθυοκαλλιέργεια. Αν και αυτό δεν είναι μια συστηματική πρακτική στην περιοχή της Μεσογείου, υπήρξαν περιστατικά όπου η ανασύσταση των λιμνοθαλασσών οδήγησε σε σημαντικές συνέπειες στην γενετική μεταβλητότητα όσο και στην σταθερότητα των πληθυσμών (Rossi et al., 2009).

Τα εκτρεφόμενα ψάρια που προέρχονται από άγρια είδη διαθέτουν την γενετική προσαρμοστικότητα σε ένα περιβάλλον συγκριτικά με εκτρεφόμενα είδη. Τα εκτρεφόμενα είδη ψαριών δια μέσω διασταυρώσεων για την επίτευξη των επιθυμητών χαρακτηριστικών διαθέτουν διαφορετικά γενετικά χαρακτηριστικά συγκριτικά με άγρια μέλη του είδους που εντοπίζονται στο ίδιο υδάτινο περιβάλλον. Τα επιθυμητά χαρακτηριστικά που επιτυγχάνονται δια μέσω διασταυρώσεων είναι τα υψηλά ποσοστά ανάπτυξης, η αντοχή σε ασθένειες, η αλλοιωμένη επιθετικότητα

καθώς και η ικανότητα εκτροφής σε υψηλές πυκνότητες πληθυσμών. Τέτοια προγράμματα αναπαραγωγής έχουν αναφερθεί για τις τσιπούρες της Μεσογείου και το Ευρωπαϊκό λαβράκι (Antonello et al., 2009).

Η ταχεία ανάπτυξη των Μεσογειακών ιχθυοκαλλιέργειών έθεσε αρκετά ερωτήματα σχετικά με την γενετική επίδραση των ψαριών που προέρχονται από τις ιχθυοκαλλιέργειες στους αυτόχθονες πληθυσμούς στις περιοχές που εντοπίζονται οι ιχθυοκαλλιέργειες. Αυτές οι αντιρρήσεις είναι επιπλέον δικαιολογημένες, δεδομένου ότι είναι κοινή πρακτική στα μεσογειακά συστήματα ιχθυοκαλλιέργειας να αναπαράγεται η τσιπούρα από τον Ατλαντικό με τα αυτόχθονα είδη τσιπούρας κυρίως λόγω της εξέχουσας απόδοσής τους συγκριτικά με τα αυτόχθονα είδη. (Miggiano et al., 2005). Οι πιθανοί κίνδυνοι από την αναπαραγωγή εκτρεφόμενων ιχθυοκαλλιεργημένων ψαριών με γηγενείς άγριους πληθυσμούς, είναι η δημιουργία υβριδικών πληθυσμών με λιγότερη προσαρμοστικότητα στην περιοχή και μικρότερο αριθμό γονότυπων που προέρχονται από τον γόνο (Ward, 2006).

Έρευνες στην τσιπούρα έδειξαν πως έχει εντοπιστεί γενετική διαφοροποίηση μεταξύ διαφόρων άγριων πληθυσμών τσιπούρας στην Μεσόγειο (Rossi et al., 2006). Οι Miggiano et al. (2005), εφαρμόζοντας γενετικά δακτυλικά αποτυπώματα σε δείγματα από άγριους πληθυσμούς και από δύο διαφορετικά εκκολαπτήρια, ένα από τα Ατλαντικά και ένα στην Μεσόγειο εντόπισαν μία γενετική διαφοροποίηση μεταξύ τριών πληθυσμών τσιπούρας. Ωστόσο τα ευρήματα αυτά δεν είναι αρκετά για να υποστηρίξουν την γενετική ροή μεταξύ των εκτρεφόμενων και άγριων πληθυσμών στις Μεσογειακές ιχθυοκαλλιέργειες καθώς παρατηρήθηκε μεγάλη διαφοροποίηση μεταξύ των διαφόρων πληθυσμών τσιπούρας.

Για το ευρωπαϊκό λαβράκι οι Youngson et al. (2001) κατέληξαν στο συμπέρασμα πως εντοπίζονται επαρκή στοιχεία για τρεις διακριτούς πληθυσμούς (έναν στον Ατλαντικό, έναν στη δυτική κι έναν στην ανατολική περιοχή της Μεσογείου), πως υπάρχει ροή γενετικού υλικού από τις ιχθυοκαλλιέργειες προς τους αυτόχθονες πληθυσμούς. Οι πιθανές αλληλεπιδράσεις μεταξύ εκτρεφόμενων και άγριων πληθυσμών λαβρακίων στην Ευρώπη μπορούν να αποδοθούν και στην ακούσια απελευθέρωση βιώσιμων γαμετών από εκτρεφόμενους πληθυσμούς (Youngson et al., 2001).

Συμπερασματικά, τα δεδομένα σχετικά με τη διασταύρωση μεταξύ άγριων και καλλιεργημένων ψαριών στη Μεσόγειο, είναι μεταβλητά και μερικές φορές αντιφατικά. Αυτό οφείλεται κυρίως στις διαφορετικές μεθοδολογικές προσεγγίσεις στις διάφορες μελέτες, αλλά επίσης ίσως λόγω της καθυστερημένης έναρξης της παρακολούθησης σε σύγκριση με τη μακρά ύπαρξη διασταύρωσης και τις προϋπάρχουσες γενετικές αλλαγές στους άγριους πληθυσμούς. Αρκετά στοιχεία υποδηλώνουν πως εντοπίζεται ροή γενετικού υλικού από τους εκτρεφόμενους προς τους άγριους πληθυσμούς πράγμα που προκαλείται από τα ψάρια που δραπετεύουν από τα σημεία ιχθυοκαλλιέργειας προς τις μεσογειακές περιοχές που εντοπίζονται οι ιχθυοκαλλιέργειες.

2.2 Απελευθέρωση θρεπτικών και επιβλαβών ουσιών

Τα απόβλητα ζωοτροφών μπορούν να προέρχονται από μη καταναλισκόμενες ζωοτροφές ή από συστατικά τους που δεν έχουν υποστεί πέψη αλλά και από τις εκκρίσεις των ψαριών. Η τροφή που δεν καταναλώνεται είναι ένας από τους πιο σημαντικούς παράγοντες που προκαλούν την απελευθέρωση και συσσώρευση θρεπτικών συστατικών κοντά στα σημεία ιχθυοκαλλιέργειας. Η ποσότητα των θρεπτικών συστατικών που απελευθερώνεται σε μία περιοχή εξαρτάται κυρίως από τις δεξιότητες και την εμπειρία του προσωπικού καθώς και την διαχείριση της σίτισης (αυτόματη τροφοδοσία έναντι σίτισης με το χέρι, χρήση δίαιτας που έχει την ελάχιστη δυνατή ρύπανση. Η σπατάλη ζωοτροφών μπορεί να κυμαίνεται από 1% έως 38% σε διαφορετικούς τύπους εντατικής ιχθυοκαλλιέργειας (Wu, 1995), ενώ στα κύρια καλλιεργούμενα είδη ψαριών στην Μεσόγειο η αντίστοιχη απώλεια είναι χαμηλότερη (2-9%) (Dorsat, 2001).

Ένα σημαντικό μέρος πολλών συστατικών τροφών όπως ορισμένες πρωτεΐνες, λιπαρά και υδατάνθρακες και ορισμένα άλλα θρεπτικά συστατικά όπως ο φωσφόρος (P) που υπάρχουν σε μεγάλες ποσότητες στην τροφή, δεν μπορεί να απορροφήσουν στο γαστρεντερικό σύστημα των εκτρεφόμενων ψαριών κι έτσι απορρίπτονται δια μέσω των περιττωμάτων από τα ψάρια.

Συγκεκριμένα στην τσιπούρα έχει εκτιμηθεί πως το 17%, 52%, 31% και 39% του αζώτου (N), P, οργανική ύλη και ξηρά ύλη, εκκρίνονται αντίστοιχα στα κόπρανα (Lupatsch and Kissil, 1998). Οι εκκρίσεις ψαριών (νεφρά και βράγχια) μπορούν να εισαγάγουν διαλυτές ενώσεις στο περιβάλλον.

Η αμμωνία (NH_3) είναι το τελικό προϊόν του μεταβολισμού των πρωτεϊνών, απεκκρίνεται μέσω των βράγχων και αντιπροσωπεύει το κύριο συστατικό της απέκκρισης N. Το υπόλοιπο έχει τη μορφή κυρίως ουρίας, κρεατινίνης και άλλων εκκρίσεων. Το CO_2 απεκκρίνεται επίσης από τα βράγχια (αντιπροσωπεύει το 50% της απώλειας άνθρακα) αλλά έχει περιορισμένες επιπτώσεις στο περιβάλλον (Dorsat, 2001).

Σε μια παρακολούθηση τεσσάρων μεσογειακών ιχθυοτροφείων που εκτρέφουν λαβράκι και τσιπούρα διαπιστώθηκε πως το αμμώνιο (NH_4) αποτελεί τη κύρια μορφή απορριμμάτων ακολουθούμενο από σωματίδια N (Holmer et al., 2008). Ο φωσφόρος από την άλλη πλευρά, παρουσίασε την υψηλότερη απελευθέρωση ως λεπτά σωματίδια και λιγότερο ως διαλυμένο φώσφορο. Έχει εκτιμηθεί ότι τα δύο προαναφερθέντα είδη απελευθερώνουν 1,5 φορές υψηλότερο N και P από το σολομό του Ατλαντικού (*Salmo salar*) (Holmer et al., 2008). Αυτό τονίζει τις σοβαρές επιπτώσεις της καλλιέργειας αυτών των δύο ειδών στις ιχθυοκαλλιέργειες της Μεσογείου. Οι μακροπρόθεσμες συνέπειες του φαινομένου αυτού μπορούν να επηρεάσουν σοβαρά τη βιοποικιλότητα της Μεσογείου.

Σε γενικές γραμμές η κύρια επίδραση των ιχθυοκαλλιεργειών στο περιβάλλον είναι η απορροή θρεπτικών συστατικών προς αυτό. Η εκροή μεγάλης ποσότητας N και P ευθύνεται για το φαινόμενο του ευτροφισμού στα Μεσογειακά περιβάλλοντα των ιχθυοκαλλιεργειών οδηγώντας ακόμα και στην μετατροπή λιμνοθαλασσών σε έλη.

Παράλληλα διάφορα μέταλλα μπορούν να εισαχθούν στο υδάτινο περιβάλλον της ιχθυοκαλλιέργειας δια μέσω γεωχημικών διεργασιών και ανθρωπογενών βιομηχανικών πηγών με αποτέλεσμα την συσσώρευσή τους κατά μήκος της τροφικής αλυσίδας. Η γειτνίαση των κλουβιών ιχθυοκαλλιέργειας μπορεί να εμπλουτίσει το περιβάλλον επιπλέον με ιχνοστοιχεία που προέρχονται από μη χρησιμοποιούμενες ζωοτροφές καθώς κι απορρίμματα ψαριών αλλά και χημικά που συσσωρεύονται στα δίκτυα ιχθυοκαλλιέργειας (Basaran et al., 2010).

Βαρέα μέταλλα όπως ψευδάργυρος (Zn), χαλκός (Cu), σίδηρος (Fe), κάδμιο (Cd), μόλυβδος (Pb) και νικέλιο (Ni) έχουν ενοπιστεί σε ιχθυοκαλλιέργειας καθώς και στα ιζήματα κάτω από τις θέσεις των κλουβιών ιχθυοκαλλιέργειας στην Ανατολική Μεσόγειο (Bassaranel al., 2010). Άλλες μελέτες έχουν αναφέρει συσσωρεύσεις βαρέων μετάλλων σε ιζήματα που αντιστοιχούν σε δραστηριότητες

ιχθυοκαλλιέργειας εκτός της Μεσογείου (Chou et al., 2002). Η εμφάνιση συγκεκριμένων μετάλλων όπως Fe και Zn στο ίζημα, έχει αποδειχθεί συσχέτιση με τη συσσώρευση οργανικής ύλης (Basaran et al., 2010).

Οι οργανοχλωρικές ενώσεις που προέρχονται από ιχθυοτροφές όπως πολυχλωριωμένα διφαινύλια (PCBs), πολυκυκλικοί αρωματικοί υδρογονάνθρακες (PAHs) και διχλωροδιφαινυλτριχλωροαιθάνιο (DDT) έχουν βρεθεί σε ιζήματα κάτω από τα κλουβιά ιχθυοκαλλιέργειας σολομών (Hellouetal., 2005). Αυτά τα ευρήματα τονίζουν τον πιθανό κίνδυνο για τη συσσώρευσή τους στο περιβάλλον.

Παράλληλα οι ιχθυοκαλλιέργειες ευθύνονται και για την συσσώρευση αντιβιοτικών στο περιβάλλον στη περίπτωση που η χρήση τους δεν πραγματοποιείται με ορθό τρόπο. Η χρήση αντιβιοτικών αποτελεί την τελευταία λύση για την καταπολέμηση βακτηριακών μολύνσεων των ψαριών για βακτηριακά παθογόνα που δεν εντοπίζεται αποτελεσματική πρόληψή τους.

Παρά τη βελτιστοποίηση των θεραπευτικών στρατηγικών, σημαντικές ποσότητες φαρμάκων μπορεί να απελευθερωθούν κοντά στα ιχθυοτροφεία από διαφορετικές διαδρομές (Rigos and Troisi, 2005). Η απελευθέρωση αντιβιοτικών στο γύρω περιβάλλον της ιχθυοκαλλιέργειας πραγματοποιείται με την χρήση μη απορροφούμενων σφαιριδίων αντιβιοτικών, καθώς κι έκκριση του αντιβιοτικού από νεφρικές ή βραγχιακές εκκρίσεις καθώς και μέσω μεταβολιτών φαρμάκων έπειτα από έκκρισή τους από τα νεφρά και τα κόπρανα (Rigosetal., 2004).

Τα αντιβακτηριδιακά φάρμακα που χρησιμοποιούνται στην ιχθυοκαλλιέργεια έχουν αποδειχτεί πως παραμένουν στο νερό καθώς και στα ιζήματα εδάφους κοντά στις ιχθυοκαλλιέργειές ακόμα και μετά από μεγάλο χρονικό διάστημα έπειτα από την χρήση τους (Carone et al., 1996). Η επιμονή των αντιβιοτικών που απελευθερώνονται στις ιχθυοκαλλιέργειες έπειτα από την χρήση τους παραμένουν ένα διάστημα αδιάσπαστα στο περιβάλλον προτού εισέλθουν στην υδρόβια τροφική αλυσίδα, πράγμα που οδηγεί σε μόλυνση οργανισμών που δεν είναι στόχοι. Κατά την απελευθέρωση στο νερό, η αβιοτική αποδόμηση των αντιβακτηριδιακών, κυρίως με φωτόλυση μπορεί να διαρκέσει αρκετές ημέρες ή εβδομάδες. Αρκετά αντιβακτηριδιακά φάρμακα είναι σχετικά ανθεκτικά στη βιοαποικοδόμηση όμως ευτυχώς αυτές οι αντιβιοτικές ενώσεις διασπώνται σχετικά εύκολα με την διαδικασία της φωτόλυσης ιδιαίτερα στα Μεσογειακά περιβάλλοντα όπου η θερμοκρασία,

αλατότητα καθώς και η ένταση του φωτός είναι υψηλότερες από ότι στη ιχθυοκαλλιέργεια σε κρύα νερά, κι έτσι η αποδόμησή των αντιβιοτικών αυτών είναι υψηλότερη. Ωστόσο, ο προσδιορισμός των ποσοστών αβιοτικής και βιολογικής αποδόμησης για τα αντιβιοτικά, ειδικά σε συνθήκες όπου το νερό είναι θερμό, είναι απαραίτητος για την πλήρη κατανόηση της ανθεκτικότητάς τους στις Μεσογειακές ιχθυοκαλλιέργειες (Doi and Stoskopf, 2000).

2.3 Αλλοίωση της φυσικής πανίδας και χλωρίδας

Εκτός από την ροή γενετικού υλικού από τα εκτρεφόμενα προς τα αυτόχθονα είδη, η ιχθυοκαλλιέργεια είναι υπεύθυνη για την εισαγωγή αρκετών ξένων ειδών στα οικοσυστήματα. Σε μια πρόσφατη ανασκόπηση, ο Galil (2009) κατέγραψε 573 είδη τα οποία φυσικά δεν εντοπίζονται στα οικοσυστήματα της Μεσογείου. Το 10% αυτών των ειδών εισήχθησαν δια μέσω της υδατοκαλλιέργειας και ιχθυοκαλλιέργειας ενώ ένα επιπλέον 2% εισήλθε δια μέσω πλοίων.

Σε αρκετές περιπτώσεις στις μονάδες ιχθυοκαλλιέργειας εκτρέφονται και άλλα είδη π.χ. στρείδια και μαλάκια που ευθύνονται κατά μεγάλο μέρος για την εισβολή νέων ειδών στην περιοχή της Μεσογείου. Η υδατοκαλλιέργεια φαίνεται να είναι ο βασικός μηχανισμός εισβολής των μακροφυτών στη Μεσόγειο (Galil, 2009). Ήταν επίσης ο πρωταρχικός λόγος της σκόπιμης εισαγωγής ξένων ειδών οστρακοειδών. Το στρείδι της Πορτογαλίας (*Crassostrea angulata*) εισήχθη τον 19ο αιώνα από την ακτή του Ατλαντικού στην ακτή της Γαλλικής Μεσογείου και στη συνέχεια σε πολλές τοποθεσίες στη Μεσόγειο (Galil, 2000). Το στρείδι του Ειρηνικού εισήχθη από την Ιαπωνία στις ακτές της Μεσογείου της Γαλλίας στα τέλη της δεκαετίας του 1960, σε ιταλικές λιμνοθάλασσες μια δεκαετία αργότερα και στη συνέχεια στην υπόλοιπη Μεσόγειο (Zibrowius, 1992, Galil, 2000). Το στρείδι του Σίδνεϊ (*Saccostrea commercialis*) μεταφέρθηκε στα μέσα της δεκαετίας του 1980 στη λιμνοθάλασσα της Βενετίας από τη Νέα Νότια Ουαλία, ενώ το μαλάκιο της Μανίλα (*R. philippinarum*) εισήχθη στη Γαλλία στα τέλη της δεκαετίας του 1970, στη λιμνοθάλασσα της Βενετίας το 1983 και στο υπόλοιπο μέρος της Ιταλίας κατά τη διάρκεια του 1985 (Galil, 2000).

Φαίνεται να υπάρχει μια ισχυρή διαφοροποίηση στην ανατολική Μεσόγειο και στην περιοχή της Ελλάδας όπου, σε αντίθεση με την υπόλοιπη περιοχή, η υδατοκαλλιέργεια συνέβαλε μόνο κατά 3% στην εισαγωγή νέων ειδών (Galil,

2009). Αυτό έχει τεκμηριωθεί καλά στην περίπτωση των μακροφυτών στην Ελλάδα, όπου η υδατοκαλλιέργεια παίζει μικρό ρόλο στην εισαγωγή των μακροφυτών (16%), σε αντίθεση με τη δυτική Μεσόγειο όπου η υδατοκαλλιέργεια αντιπροσωπεύει το 73% των εισαγωγών μακροφυτών (Tsiamis et al., 2008).

Παράλληλα η ιχθυοκαλλιέργεια στην Μεσογείου εκτός του ότι αποτελεί έναν μηχανισμό εισαγωγής ξένων ειδών έχει αναφερθεί πως προσφέρει σημαντικές οικολογικές θέσεις για την εισαγωγή ξένων ειδών ψαριών με άλλους τρόπους πέρα της υδατοκαλλιέργειας (Golani, 2004).

Οι οικολογικές επιπτώσεις των εισβολών αυτών είναι ποίκιλες. Τα ξένα είδη που εισάγονται δια μέσω της ιχθυοκαλλιέργειας προκαλούν σημαντικές αρνητικές επιπτώσεις στο περιβάλλον. Η ίδια η υδατοκαλλιέργεια μπορεί, σε πολλές περιπτώσεις, να επηρεαστεί από τα αυτοχθονα είδη. Μερικά από αυτά δρουν σαν θύτες προς τα τοπικά είδη αλλοιώνοντας τους πληθυσμούς τους, ενώ σε άλλες περιπτώσεις οδηγούν σε διαταραχές της τοπικής τροφικής αλυσίδας.

2.4 Διασπορά ασθeneιών

Οι επιχειρήσεις ιχθυοκαλλιέργειας στην περιοχή της Μεσογείου χαρακτηρίζονται από ανοικτά συστήματα εκτροφής κι έτσι η αλληλεπίδραση μεταξύ των εκτρεφόμενων και των άγριων πληθυσμών είναι αναπόφευκτη. Έχει αποδειχτεί πως πολλά είδη άγριων ψαριών συγκεντρώνονται κοντά σε κλουβιά ψαριών που βρίσκονται σε συγκεκριμένες περιοχές της Μεσογείου. Ο μεγάλος τους πληθυσμός μπορεί να παραμείνει για μεγάλο χρονικό διάστημα κοντά στα κλουβιά ιχθυοκαλλιέργειας, αυξάνοντας έτσι τους πληθυσμούς τους στους οικότυπους ιχθυοκαλλιέργειας (Dempster et al., 2004). Κατά συνέπεια, η πιθανή ροή παθογόνων από εκτρεφόμενους σε άγριους οργανισμούς και αντιστρόφως είναι αναπόφευκτη.

Είναι γενικά μη ρεαλιστικό να προσδιοριστεί η επίδραση των παθογόνων που προέρχονται από τους τοπικούς πληθυσμούς άγριων ψαριών χωρίς να πραγματοποιηθεί διεξοδική έρευνα. Μια τέτοια προσπάθεια πρέπει να περιλαμβάνει τουλάχιστον μια πλήρη έρευνα για τα πολλά είδη άγριων ψαριών που κατοικούν γύρω από τις εκμεταλλεύσεις και τη σχετική παρασιτική πανίδα τους (Fernandez-Jover et al., 2010). Η πιθανή σημασία μιας τέτοιας αλληλεπίδρασης μεταξύ αγροτικών και άγριων πληθυσμών δεν έχει διερευνηθεί σε βάθος στην περιοχή της Μεσογείου. Μελέτες που πραγματοποιήθηκαν πρόσφατα δεν μπόρεσαν να παρέχουν

μία πλήρη εικόνα σχετικά με την μεταφορά παθογόνων από τα εκτρεφόμενα ψάρια στα άγρια για την περιοχή της Μεσογείου (Mladineo et al., 2009, Fernandez-Jover et al., 2010). Όμως μελέτες των Mladineo και Marsic-Lucic (2007) οδηγήθηκαν στο συμπέρασμα πως μεταφέρθηκαν παθογόνα από άγρια λαβράκια σε εκτρεφόμενες τσιπούρες.

Υπάρχουν κυρίως ανέκδοτες αναφορές σχετικά με την απομόνωση σημαντικών βακτηριακών παθογόνων που επηρεάζουν τα μεσογειακά εκτρεφόμενα ψάρια, όπως *Listonella* (*Vibrio*) *anguillarum* και άλλα παθογόνα *Vibrio* spp., *Photobacterium damsela* ssp. *piscicida* και *Tenacibaculum maritimum*, από διαφορετικά είδη άγριων ψαριών. Συνολικά, υπάρχουν λίγα τεκμηριωμένα παραδείγματα ανταλλαγής παθογόνων μεταξύ αυτόχθονων και άγριων πληθυσμών. Αυτές οι μελέτες αφορούν το *Streptococcus* spp. (Diamant et al., 2007) και *Mycobacterium marinum* (Diamant et al., 2000).

Η απομόνωση οργανισμών όμοιους με επιθηλιοκύστες, λεμφοκύστες ιούς και παρασιτα είναι σημαντική καθώς αυτά αποτελούν τα κύρια παθογόνα των άγριων πληθυσμών ψαριών της Μεσογείου. Τα κυριότερα παθογόνα αναλυτικότερα είναι τα εξής : *Enteromyxum leei* (και άλλα μυξοσπόρια), *Ceratothoa oestroides*, *Amyloodinium ocellatum* και *Cryptocaryon irritans*.

Μια πιθανή μεταφορά του μυκοσποριακού *Kudoa iwatai* από άγρια σε εκτρεφόμενα ψάρια προτάθηκε από τους Diamant et al. (2005). Ομοίως οι Mladineo και Marsic-Lucic (2007) υποθέτουν την μεταφορά του *Lamellodiscus elegans* από άγρια ψάρια, σε εκτρεφόμενες τσιπούρες. Οι Papapanagiotou et al., (1999) απέδωσαν την απώλεια εκτρεφόμενου λαβρακίου στην Ευρώπη στην παρουσία του ισόποδου *Emetha audouini*, σε πληθυσμούς άγριων ψαριών.

Η νόσος της εγκεφαλοπάθειας και της αμφιβληστροειδοπάθειας που προκαλείται από ιούς και σχετίζεται με σοβαρές θνησιμότητες σε νέα κι εκτρεφόμενα είδη ψαριών στην Μεσόγειο αι έχει εγείρει πολλές συζητήσεις όσον αφορά τη νόσο που εξαπλώνεται από αγροτικές δραστηριότητες σε άγριους πληθυσμούς (Rigos and Katharios, 2010). Τα άγρια είδη που φιλοξενούν το παθογόνο έχουν κατηγορηθεί και το αντίστροφο, αλλά δεν υπάρχουν επαρκή στοιχεία που να υποστηρίζουν καμία από τις δύο δηλώσεις.

Κατά τη διάρκεια των δύο τελευταίων δεκαετιών στην Ανατολική Μεσόγειο παρατηρήθηκαν περιστασιακές απώλειες μεταξύ διαφορετικών ειδών Serranidae στην Ανατολική Μεσόγειο από επιστήμονες και αλιείς, ακόμη και σε απομακρυσμένες τοποθεσίες που βρίσκονται σε μεγάλη απόσταση από τις αγροτικές εγκαταστάσεις. Ο πιθανός αντίκτυπος μεταξύ του άγριου και του εκτρεφόμενου πληθυσμού δεν είναι πλήρως κατανοητός, αν και τα άγρια είδη φάνηκαν να αποτελούν μία μικρή απειλή σχετικά με την μόλυνση των καλλιεργούμενων ψαριών ενώ τα άγρια είδη ενδέχεται αν διατρέχουν αρκετά υψηλότερο κίνδυνο όταν εκτίθενται στα παθογόνα κοντά στις μολυσμένες περιοχές ιχθυοκαλλιέργειας.

Έτσι λοιπόν απαιτούνται να πραγματοποιηθούν περισσότερες έρευνες σχετικά με την αλληλεπίδραση εκτρεφόμενων ειδών και άγριων πληθυσμών όσον αφορά την ανταλλαγή παθογόνων στην περιοχή της Μεσογείου καθώς μέχρι στιγμής είναι ελάχιστα κατανοητή ενώ υπάρχουν αρκετές αντιφατικές απόψεις σχετικά με τον πραγματικό αντίκτυπο στο περιβάλλον. Αυτό θα μπορέσει να πραγματοποιηθεί με συνεχή παρακολούθηση και εκτεταμένη έρευνα σχετικά με το φαινόμενο αυτό.

Κεφάλαιο 3ο : Επίδραση του εξωτερικού περιβάλλοντος στις προνύμφες ψαριών ιχθυοκαλλιέργειας

3.1 Γενικά

Οι περιβαλλοντικές συνθήκες που αντιμετωπίζουν ζωντανοί οργανισμοί, συμπεριλαμβανομένων των ψαριών κατά τη διάρκεια κρίσιμων σταδίων στη ζωή τους, μπορούν να επηρεάσουν άμεσα την ανάπτυξή τους. Ένα κρίσιμο στάδιο μπορεί να οριστεί σαν την περίοδο κατά την διάρκεια ζωής ενός οργανισμού κατά το οποίο ένας οργανισμός μπορεί να αντιμετωπίσει μια σειρά μορφολογικών και φυσιολογικών τροποποιήσεων ως απάντηση σε εγγενείς ή περιβαλλοντικούς παράγοντες (Burggren and Mueller, 2015).

Η ικανότητα ενός οργανισμού να παράγει διαρκή φαινότυπους σε αντίδραση σε μια εξωτερική περιβαλλοντική είσοδο ορίζεται ως αναπτυξιακή πλαστικότητα (Nettle and Bateson, 2015). Οι διαρκείς τροποποιήσεις των χαρακτηριστικών που προκύπτουν από την αναπτυξιακή πλαστικότητα μπορεί να είναι προσαρμοστικές ή όχι.

Πράγματι, οι δυσμενείς περιβαλλοντικοί παράγοντες μπορεί να διαταράξουν την ανάπτυξη των ατόμων για να παράγουν μη προσαρμοστικά αποτελέσματα που επηρεάζουν την φυσική τους κατάσταση (Bateson et al., 2014). Αντίθετα, η προσαρμοστική αναπτυξιακή πλαστικότητα καθορίζει την ικανότητα των οργανισμών ανάπτυξης να βελτιώνουν τους φαινότυπους τους σε απόκριση στις περιβαλλοντικές συνθήκες που αντιμετωπίζονται, προκειμένου να παραχθούν απόγονοι που μπορούν να ανεχθούν καλύτερα παρόμοιες συνθήκες σε μεταγενέστερα στάδια της ζωής τους (Bateson et al., 2014).

Το στάδιο των προνυμφών στα ψάρια αποτελεί το σημαντικότερο στάδιο για την ανάπτυξή των ψαριών. Η ανάπτυξη κι επιβίωση των ψαριών σχετίζεται άμεσα με τις συνθήκες που επικρατούν στα ενδιαίτημά τους. Στη φύση, η θνησιμότητα των

προνυμφών ψαριών εκτιμάται ότι είναι > 99% και ακόμη και σε περιβάλλον υδατοκαλλιέργειας όπου τα αρπακτικά ζώα απουσιάζουν και η τροφή είναι άφθονη, πολλά είδη χαρακτηρίζονται από 70% θνησιμότητα μέσα σε λίγες μέρες από την απορρόφηση του κρόκου.

Ωστόσο, φαίνεται ότι οι μηχανισμοί που ελέγχουν την ανάπτυξη και την επιβίωση στα στάδια του πρώιμου ιστορικού ζωής είναι σχετικά δύσκολο να εντοπιστούν λόγω της πιθανής αλλαγής των κυρίαρχων διαδικασιών με την πάροδο του χρόνου.

Τα είδη ψαριών προσαρμόζονται για να απελευθερώνουν τους γαμέτες τους σε συνθήκες όπου οι προνύμφες που θα γεννηθούν μπορούν να ανταπεξέλθουν και το περιβάλλον κρίνεται βέλτιστο για την ανάπτυξή τους. Αυτό σημαίνει πως πρέπει να έχουν επαρκή ποσότητα κατάλληλης τροφής με βέλτιστες συνθήκες θερμοκρασίας που να υποστηρίζουν τον φυσιολογικό μεταβολισμό και την ανάπτυξη εξωτερικών και εσωτερικών οργάνων (Fey, 2001).

Όμως η κατάσταση αυτή αλλάζει σημαντικά με μεταβολές των περιβαλλοντικών και κλιματικών συνθηκών του ενδιαφέροντος των προνυμφών. Οι παράκτιες θαλάσσιες περιοχές είναι ιδιαίτερα επιρρεπείς σε χωρικές και χρονικές διακυμάνσεις όσον αφορά τις περιβαλλοντικές συνθήκες. Τα θαλάσσια περιβάλλοντα στα οποία εκτρέφονται τα ψάρια παρουσιάζουν σημαντικές διακυμάνσεις κι επομένως επηρεάζουν την ανάπτυξη των προνυμφών και ψαριών. Σύμφωνα με αυτό, οι προνύμφες των ψαριών των οποίων η μορφογένεση και η οργανογένεση δεν επιτυγχάνονται πλήρως μπορεί να είναι ιδιαίτερα ευαίσθητες στο περιβάλλον συμπεριλαμβανομένου του οξυγόνου (O₂) και των θερμοκρασιών.

Για παράδειγμα η μετατόπιση της εμφάνισης των προνυμφών της ρέγγας νωρίτερα από τα θηράματά τους οδηγεί σε σημαντική αύξηση στην θνησιμότητα των προνυμφών που δεν μπορούν να αποφύγουν την θήρευση και καταλήγουν να γίνονται τροφή για άλλα είδη ψαριών. Έτσι, οι συνθήκες ανάπτυξης και η επιβίωση των προνυμφών των ψαριών παρουσιάζουν σημαντική διακύμανση ακόμα και σε ετήσιο επίπεδο.

3.2 Φυσικές παράμετροι

3.2.1 Θερμοκρασία νερού

Μεταξύ των ποικιλόθερμων οργανισμών, τα ψάρια εκτίθενται άμεσα σε μεταβολές του υδρόβιου περιβάλλοντος. Η θερμοκρασία του νερού είναι ένας κυρίαρχος παράγοντας που επηρεάζει τη φυσιολογία, τη βιοχημεία, την επιβίωση, την ανάπτυξη, την κατανομή και την αναπαραγωγή των θαλάσσιων ψαριών, με ιδιαίτερα μεγάλη επίδραση στην εμβρυογένεση των ψαριών και στην ανάπτυξη των προνυμφών (Stoner et al., 2010). Αυτό οφείλεται στο γεγονός πως οι υδρόβιοι οργανισμοί, ιδιαίτερα κατά την προνυμφική φάση, είναι αρκετά ευάλωτοι ως προς τις μεταβολές της θερμοκρασίας. Πέρα από τα όρια θερμικής ανοχής των ειδών, η θερμοκρασία μπορεί να προκαλέσει αναπτυξιακές ανωμαλίες με πιθανές θανατηφόρες επιπτώσεις.

Η θερμοκρασία μπορεί να έχει επιπτώσεις στην αναπτυξιακή πορεία στα ψάρια, συμπεριλαμβανομένης της τροποποίησης της ανάπτυξης, του προσδιορισμού / διαφοροποίησης του φύλου, της ηλικίας στη σεξουαλική ωριμότητα.

Επί του παρόντος μεγάλες μεταβολές στην θερμοκρασία του νερού που οφείλεται σε αρκετούς παράγοντες συμπεριλαμβανόμενου και του φαινομένου του θερμοκηπίου έχουν αποτελέσει σημαντική απειλή για την ανάπτυξη των ψαριών και ιδιαίτερα των προνυμφών τόσο στην άγρια φύση όσο και στην ιχθυοκαλλιέργεια. Από την άλλη πλευρά, η θερμοκρασία είναι ένα χρήσιμο εργαλείο για τον χειρισμό της αποτελεσματικότητας της θαλάσσιας καλλιέργειας, καθώς τα θαλάσσια ψάρια μπορεί να είναι εγγενώς προσαρμόσιμα σε ποικίλλες περιβαλλοντικές συνθήκες και οι αναπτυξιακές διεργασίες μπορούν να επιταχυνθούν εντός ενός ανεκτού θερμοκρασιακού ορίου.

Τα ψάρια έχουν συχνά βέλτιστες θερμοκρασίες που μεγιστοποιούν τα χαρακτηριστικά οργανικής απόδοσης όπως η ανάπτυξη και η ικανότητα για κολύμβηση (Eliason et al., 2011). Για τις προνύμφες ψαριών η θερμοκρασία επηρεάζει σημαντικά την ανάπτυξη κι επιβίωσή τους. Οι βέλτιστες θερμοκρασίες μπορούν να οδηγήσουν σε μεγαλύτερο μέγεθος των προνυμφών κατά την πρώτη εξωγενή σίτιση.

Παρόλο που η βέλτιστη θερμοκρασία διαφέρει ανάλογα το είδος ψαριού, η βέλτιστη θερμοκρασία σε όλα τα είδη είναι περίπου 15 ° C κατά μέσο όρο. Θερμοκρασίες 9-12 ° C κατά την εκκόλαψη και στα πρώιμα στάδια ανάπτυξης των προνυμφών οδηγούν

σε χαμηλότερη απόδοση με αποτέλεσμα την ανάπτυξη μικρότερου αριθμού προνυμφών.

Ακραίες θερμοκρασίες οδηγούν σε σημαντικά προβλήματα στις προνύμφες. Ακραίες θερμοκρασίες οδηγούν σε μία σειρά από μεταβολικές επιπτώσεις όπως η παραγωγή πρωτεϊνών.

Οι πρωτεΐνες θερμικού σοκ (HSPs) ανήκουν σε μια πολύ συντηρημένη οικογένεια με αναδίπλωση πολυπεπτιδίων. Ταυτοποιήθηκαν σε κύτταρα που εντοπίστηκαν σε υψηλές θερμοκρασίες και σταθεροποιούν τις μερικώς μετουσιωμένες πρωτεΐνες κάνοντας την αναδίπλωσή τους ευκολότερη. Τα HSPs είναι γνωστά ως πρωτεΐνες συνοδών στην κυτταρική ανάπτυξη (Morimoto et al., 1990). Επιπλέον, είναι γνωστό ότι τα κύτταρα ανταποκρίνονται στο στρες με την παραγωγή HSPs για να διατηρήσουν την ακεραιότητα και τη λειτουργία τους.

Περιγράφονται τρεις οικογένειες HSP: HSP90 (85–90 kDa), HSP70 (68–73 kDa) και HSP με χαμηλό μοριακό βάρος (16–47 kDa). Πολλά μέλη αυτών των οικογενειών είναι παρόντα τόσο στα ασπόνδυλα όσο και στα σπονδυλωτά, συμπεριλαμβανομένων των ψαριών. Στα ψάρια εκφράζεται τόσο το συστατικό όσο και το επαγωγίμο HSP70 και ειδικότερα το επαγωγίμο HSP70 παρατηρείται ως συνέπεια διαφόρων τύπων στρες (Yamashita et al., 2004).

Ορισμένα δεδομένα είναι γνωστά για τον ρόλο των HSPs στο φαινόμενο του στρες στα στάδια της πρώιμης ζωής των ψαριών. Για παράδειγμα, η έκφραση πρωτεΐνης HSP70 και HSP90 σε προνύμφες ψαριών μπορεί να χρησιμοποιηθεί ως δείκτης διατροφικού στρες (Cara et al., 2005).

Σε προνύμφες του λαβρακίου υψηλές θερμοκρασίες οδηγούν σε αύξηση των επιπέδων HSP70 mRNA (Bertotto et al., 2011). Στις προνύμφες *D. labrax* έχει επίσης αποδειχθεί ότι η έκφραση του HSP70 είναι ένας δείκτης φυσικού στρες που προκαλείται από τη μεταφορά (Poltronieri et al., 2007). Η αυξημένη έκφραση της επαγωγίμης μορφής HSP70 είναι εμφανής μόνο σε προνύμφες που εντοπίζονται σε περιβάλλοντα που εμφανίζεται θερμικό στρες. Το HSP70 σχετίζεται με την ανοσοαπόκριση των ψαριών για την αντιμετώπιση των καταπονήσεων στις οποίες εκτίθενται. Σε προνύμφες ψαριών που έχουν εκτεθεί σε συνθήκες μη βέλτιστες για την ανάπτυξή τους τα επίπεδα HSP70 αυξάνονται οδηγώντας εμμέσως σε ανοσοαπόκριση των προνυμφών.

Η αύξηση της θερμοκρασίας του νερού έχει σημαντική επίπτωση στα πρώιμα στάδια ζωής των ψαριών. Αυξημένη θερμοκρασία του νερού επηρεάζει την ανάπτυξη των προνυμφών ψαριών με διάφορους τρόπους.

➤ Υποθάλαμος

Ο υποθάλαμος αποτελεί το σημείο όπου πραγματοποιούνται οι ορμονικές αποκρίσεις που σχετίζονται με την ανάπτυξη και λειτουργία του οργανισμού. Ο υποθάλαμος προκαλεί την διέγερση αυτόνομων μηχανισμών που σχετίζονται με την ενδοκρινική δραστηριότητα και τις σωματικές λειτουργίες των ψαριών σε όλα τα στάδια (θερμοκρασία σώματος, ύπνος, όρεξη, ανάπτυξη δευτερογενών χαρακτηριστικώνφύλου και εσωτερική έκκριση ενδοκρινικών ορμονών μέσω άμεσης ρύθμισης της υπόφυσης).

Οι γνωστές ορμόνες απελευθέρωσης υποθαλάμου ή υποθαλάμου περιλαμβάνουν ορμόνη απελευθέρωσης θυρεοειδούς ορμόνης (TRH) παράγοντας (CRF), παράγοντας απελευθέρωσης αυξητικής ορμόνης, GnRH και παράγοντας αναστολής της προλακτίνης.

Οι νευρώνες της ορμόνης που απελευθερώνουν γοναδοτροπίνη εμφανίζονται στα έμβρυα και σε ενήλικες αυτοί οι νευρώνες μπορεί να ανήκουν σε διαφορετικούς πληθυσμούς. Οι ορμόνες που ρυθμίζουν την έκκριση γοναδοτροπίνης σχετίζονται με την ανάπτυξη των ματιών, τη λειτουργία της καρδιάς καθώς και την ανάπτυξη και αναπαραγωγή γονάδων και γενικότερα την ανάπτυξη των γονάδων και την γαμετογένεση. Παράλληλα η διαφοροποίηση των κυττάρων σχετίζεται με την υπόφυση.

Έτσι λοιπόν είναι προφανές πως η αντίληψη των ερεθισμάτων του περιβάλλοντος στις προνύμφες ψαριών επηρεάζει βασικές λειτουργίες που σχετίζονται με τον κύκλο ζωής τόσο του ψαριού όσο και των απογόνων του.

Οι Wong et al. (2004) προτείνουν ότι τα γονίδια που σχετίζονται με την αναπαραγωγή που εκφράζονται σε πρώιμα στάδια ζωής των ψαριών σχετίζονται τον πολλαπλασιασμό των κυττάρων τους καθώς και την ολοκλήρωση της ανάπτυξης των προνυμφών ψαριών.

➤ Υπόφυση

Η υπόφυση αποτελεί τον κύριο ρυθμιστή του ενδοκρινικού συστήματος και των αδένων του όπως ο θυρεοειδής και τα επινεφρίδια. Παράγει έναν μεγάλο αριθμό ορμονών που εμπλέκονται στην ανάπτυξη (σωματοτροπίνη, ινσουλινοειδής ανάπτυξη παράγοντες (IGF)), μελάγχρωση (ορμόνη συγκέντρωσης μελανίνης, MCH), ανάπτυξη (TRH), ομοιόσταση, αναπαραγωγή και στρες (ορμόνη αδρενοκορτικοτροπίνης, ACTH).

Οι ορμόνες της υπόφυσης για το στρες κωδικοποιούνται από proopio melanocortin (POMC), έναν πρόδρομο για ACTH, ορμόνη διέγερσης μελανο-φαρίου (MSH) και ενδορφίνη.

Παρόλο που η ίδια η υπόφυση αναπτύσσεται σχετικά αργά, οι φυσιολογικές αποκρίσεις που αποδίδονται σε αυτό μπορεί να προηγούνται αυτής της φυσικής ωριμότητας. Παράλληλα φαίνεται πως ακόμα και τα αυγά των ψαριών έχουν την ικανότητα να ανταποκρίνονται στις περιβαλλοντικές καταπονήσεις με ότι αυτό συνεπάγεται.

Στην θαλάσσια ερμαφρόδιτη τσιπούρα η συνολική αλληλουχία του προ-IGFBP-2 (πρωτεΐνη όμοια με την ινσουλίνη που σχετίζεται με την ανάπτυξη των ψαριών) περιέχει πληροφορίες σχετικά με την ευθύγραμμη ανάπτυξη του σώματος και είναι πανομιότυπο με εκείνη των άλλων σπονδυλωτών. Το mRNA της κατά την διάρκεια της ανάπτυξης σε προνύμφες παρατηρείται ταυτόχρονα με την εμφάνιση της εξωγενούς σίτισης και την έναρξη της έκφρασης των γονιδίων αυξητικών ορμονών και τέλος με την ανάπτυξη του ιστού του ήπατος. Πειραματικά αποτελέσματα δείχνουν ότι το mRNA αποτελεί ένα προϊόν που προέρχεται από τον μητρικό αλλά κι εμβρυϊκό γονιδίωμα κι εκφράζεται κατά την διάρκεια της πρώιμης ανάπτυξης και του αναπαραγωγικού κύκλου οδηγώντας τόσο στην ανάπτυξη όσο και στην αναπαραγωγή (Funkenstein et al. 2002).

➤ **Επίδραση στον μεταβολισμό**

Η προνυμφική ανάπτυξη επιταχύνεται όταν η θερμοκρασία αυξάνει όμως αυτό συμβαίνει λόγω μεταβολών στον μεταβολισμό των προνυμφών. Η θερμοκρασία που αναπτύσσονται οι προνύμφες επηρεάζει την χρήση διαφόρων μακροθρεπτικών σαν πηγή ενέργειας.

Οι (Moren et al. 2006) ανέφεραν πως μεταβολή της θερμοκρασίας ανάπτυξης των προνυμφών οδηγούν σε διαφορετική χρήση των θρεπτικών υποστρωμάτων από τον οργανισμό των ψαριών. Για παράδειγμα υψηλότερη θερμοκρασία (30 ° C) είχε ως αποτέλεσμα το μεγαλύτερο κόστος τον μεταβολισμό των πρωτεϊνών από τις προνύμφες. Αυτό οφείλεται πιθανώς επειδή η πρωτεΐνη κρόκου είναι η ζωτική πηγή ενέργειας για το μεταβολισμό των προνυμφών. Επιπλέον, τα αποθέματα πρωτεϊνών ήταν τα πρώτα που μεταβολίστηκαν σε αυξημένες θερμοκρασίες. Ωστόσο ο μεταβολισμός σε λιπίδια είναι πιο πιθανό να επηρεαστεί σε χαμηλότερες θερμοκρασίες. Για παράδειγμα παραμονή των προνυμφών 20 ημέρες στους 8°C προκάλεσε μία ταχεία εναπόθεση στρώματος λιπιδίων στις προνύμφες τσιπούρας (Ibarzetal., 2007). Παράλληλα τα αποθέματα λιπιδίων μεταβολίστηκαν γρηγορότερα σε προνύμφες που επώαστηκαν σε θερμοκρασίες 18°C. Αυτή η κατάσταση οδήγησε σε μεγάλη ποσότητα λιπιδίων για την ικανοποίηση των ενεργειακών απαιτήσεων. Έχει αναφερθεί μία σημαντική αύξηση στην αναλογία των τριγλυκεριδίων (TG) στις προνύμφες που ξεκίνησαν την εξωγενή διατροφή τους στους 30°C ενώ οι προνύμφες που επώαστηκαν στους 21, 24 και 27 ° C έδειξαν υψηλότερη αναλογία πολικών λιπιδίων (PL). Παρόλο που τα στοιχεία για το κατά πόσον η μείωση του ποσοστού PL στις προνύμφες υπό δυσμενείς συνθήκες θερμοκρασίας συνέβη για την ικανοποίηση μεταβολικών απαιτήσεων ή για την αντιμετώπιση της καταπόνησης δεν είναι ακόμη πλήρως γνωστά, εντοπίζονται δύο υποθέσεις. Πρώτον, οι προνύμφες που επώαστηκαν στους 18 ° C παρουσίασαν σχετικά αργή κυτταρική διαίρεση και έτσι είχαν μια μικρή απαίτηση για δομικά φωσfolιπίδια. Ως αποτέλεσμα, το PL μετατράπηκε σε TG για να αποτρέψει την εξάντληση ενέργειας σε χαμηλές συνθήκες θερμοκρασίας. Δεύτερον, οι προνύμφες που επώαστηκαν στους 30 ° C είχαν υψηλό ρυθμό ανάπτυξης και εξέλιξης λόγω διαφοροποίησης των κυττάρων με αποτέλεσμα τα PL να απαιτούνται για την τροφοδότηση του υψηλότερου ρυθμού καταβολισμού. Αυτό το φαινόμενο εξηγεί και το γεγονός της μείωσης της αναλογίας PL στις προνύμφες που ξεκίνησαν την εξωγενή τους θρέψη στους 30°C.

Η χοληστερόλη (CHO) είναι ένα ζωτικό συστατικό των κυτταρικών μεμβρανών και χρησιμεύει επίσης ως πρόδρομος πολλών σωματικά δραστικών ενώσεων όπως οι ορμόνες. Έτσι, η CHO έχει σημαντικό ρόλο στην ανάπτυξη και την επιβίωση των οργανισμών (Morris et al., 2011). Η ποσότητα CHO σε προνύμφες ψαριών σχετίζεται με την θερμοκρασία που επωάζονται κι αναπτύσσονται. Οι προνύμφες που

επωάστηκαν στους 30 ° C είχαν χαμηλότερα ποσοστά CHO από προνύμφες που επωάστηκαν σε χαμηλότερες θερμοκρασίες.

Παράλληλα το προφίλ λιπαρών οξέων στο σώμα των προνυμφών αντικατοπτρίζει την θερμοκρασία του περιβάλλοντος στα οποία αναπτύσσονται. Υψηλός βαθμός ακόρεστων λιπαρών οξέων είναι απαραίτητο για την διατήρηση της ρευστότητας των κυτταρικών μεμβρανών. Προνύμφες που επωάστηκαν σε χαμηλές θερμοκρασίες (18°C) χρησιμοποίησαν περισσότερα κορεσμένα λιπαρά οξέα για την κάλυψη των ενεργειακών τους αναγκών.

Η αναλογία DHA/EPA διαφοροποιείται και σε διαφορετικές θερμοκρασιακές συνθήκες ιδιαίτερα σε προνύμφες με υψηλότερες αναλογίες DHA/EPA. Μελέτες έδειξαν πως ο λόγος DHA/EPA σε πρόσφατα εκκολαφθείσες προνύμφες κυμάνθηκε μεταξύ 18-24 στους 27°C ενώ στους 30°C τα ποσοστά αυτά ήταν σημαντικά μικρότερα. Επιπλέον στο προνυμφικό στάδιο των ψαριών θερμοκρασίες μεγαλύτερες από 21°C οδήγησαν σε μείωση του λόγου DHA/EPA με το DHA να έχει χρησιμοποιηθεί περισσότερο για την παραγωγή ενέργειας σε σχέση με το EPA, σε υψηλότερες θερμοκρασίες. Αυτό μπορεί να εξηγήσει την υψηλή θνησιμότητα των προνυμφών στους 30 ° C.

Παράλληλα προνύμφες που αναπτύχθηκαν σε χαμηλότερες θερμοκρασίες εμφάνισαν υψηλότερα ποσοστά πρωτεϊνών στο σώμα τους, αποτέλεσμα της παρατεταμένης περιόδου που απαιτείται για να φθάσουν οι προνύμφες στο στάδιο της εξωγενούς σίτισης για την κάλυψη των ενεργειακών τους αναγκών.

Οι υδατάνθρακες δεν αποτελούν το πρωταρχικό καταβολικό υπόστρωμα σε προνύμφες αν και μπορούν να χρησιμοποιηθούν για την παροχή ενέργειας σε αυτό το στάδιο ζωής. Σε χαμηλές θερμοκρασίες η παρατεταμένη διάρκεια ανάπτυξης αναγκάζει τις προνύμφες να χρησιμοποιήσουν και τους υδατάνθρακες ώστε να καλύψουν τις ενεργειακές τους ανάγκες. Υψηλά επίπεδα υδατανθράκων όμως, ιδιαίτερα σε σαρκοφάγες προνύμφες, δεν μπορούν να χρησιμοποιηθούν αποτελεσματικά με αποτέλεσμα την αρνητική επίδραση στον μεταβολισμό των ψαριών (Susanto and Charmantier, 2001).

➤ Επίδραση στο μεταβολικό ρυθμό

Η θερμοκρασία αποτελεί έναν από τους σημαντικότερους αβιοτικούς παράγοντες που επηρεάζουν την ανάπτυξη των ψαριών. Σε εξώθερμους οργανισμούς η θερμοκρασίας καθορίζει τον μεταβολικό ρυθμό. Κατά συνέπεια, η αύξηση της θερμοκρασίας τείνει να επιταχύνει την ανάπτυξη κατά τα πρώτα στάδια των ψαριών. Παρ' όλα αυτά, μία μεταβολή στη θερμοκρασία κατά τη διάρκεια της ανάπτυξης δεν σημαίνει απλώς μια αλλαγή στο μέγεθος που επιτυγχάνεται σε μια δεδομένη ηλικία. Οι μεταβολές της θερμοκρασίας επηρεάζουν επίσης αρκετές φυσιολογικές και αναπτυξιακές διαδικασίες που μπορεί να αντικατοπτρίζονται σημαντικά στην εξωτερική όψη, το σχήμα και τη συμπεριφορά των ανηλίκων και ενήλικων ψαριών.

Στα αυγά και τις προνύμφες των ψαριών, ο μεταβολικός ρυθμός αυξάνεται με τη θερμοκρασία, οπότε η περίοδος επώασης μπορεί να μειωθεί σε κατάλληλα υψηλότερη θερμοκρασία (Moran et al., 2007). Ωστόσο, η υψηλότερη θερμοκρασία προκαλεί επίσης υψηλά ποσοστά θνησιμότητας ή ανωμαλίας κατά την επώαση των προνυμφών

Η θερμοκρασία αποτελεί τον περιβαλλοντικό παράγοντα που επηρεάζει περισσότερο την φαινοτυπική πλαστικότητα στα ψάρια. Προφανώς, ένα τέτοιο αποτέλεσμα εμφανίζεται μόνο εντός της περιοχής ανοχής κάθε είδους, και η απόκριση γενικά ακολουθεί ένα παραβολικό μοτίβο με την αύξηση της θερμοκρασίας.

Όπως και με άλλους περιβαλλοντικούς παράγοντες, το κάθε είδος έχει μία βέλτιστη και μη βέλτιστη θερμοκρασία ανάπτυξης. Σε ακραίες τιμές εκτός του εύρους ανοχής, οι προνύμφες των ψαριών οι προνύμφες δεν μπορούν να επιβιώσουν. Σε μη βέλτιστες θερμοκρασίες οι προνύμφες των ψαριών παρουσιάζουν σταδιακά χαμηλότερους ρυθμούς ανάπτυξης, ανεπαρκή ή ατελή οργανογένεση, μορφολογικές αλλαγές ή δυσπλασίες που τελικά μπορεί να οδηγήσουν σε θάνατο σε μεταγενέστερα στάδια ανάπτυξης.

Η θερμοκρασία επηρεάζει τους ρυθμούς ανάπτυξης των οργάνων, ιστών και κυττάρων οδηγώντας σε μεταβολές στην φυσιολογία, συμπεριφορά και μορφολογία των προνυμφών και των ψαριών (μέγεθος, σχήμα και ανατομία). Οι αλλαγές στη μορφολογία και συμπεριφορά μέσα σε ένα φυσιολογικό θερμοκρασιακό εύρος θεωρούνται σαν μία απάντηση απέναντι στις μεταβαλλόμενες θερμοκρασίες και τις φυσικές διεργασίες. Η θερμοκρασία επηρεάζει τον αναπτυξιακό φαινότυπο των προνυμφών που μπορεί να οδηγήσει σε παροδικές μεταβολές για ένα σχετικά

σύντομο χρονικό διάστημα ή ακόμα και σε μόνιμες μεταβολές που θα μεταβιβαστούν στα ενήλικα άτομα. Από την άλλη πλευρά, συγκεκριμένα για το στάδιο ανάπτυξης βέλτιστη θερμοκρασία έχουν παρατηρηθεί σε πολλά είδη (Herzig & Winkler 1986) και οι συνέπειες της μεταβολής της θερμοκρασίας αλλάζουν μέσω της εξέλιξης.

➤ Επίδραση στην μυϊκή ανάπτυξη

Η θερμοκρασία του νερού κατά την επώαση των προνυμφών και την ανάπτυξη επηρεάζει το σχήμα καθώς και τα χαρακτηριστικά των προνυμφών (Georgakopoulou et al. 2007). Αυτό με τη σειρά τους μπορεί να επηρεάσει άμεσα τα μεταγενέστερα ποσοστά ανάπτυξης κι επιβίωσης επηρεάζοντας τον ενεργητικό μεταβολισμό (που επηρεάζει την πεπτική ικανότητα) ή τη συμπεριφορά κολύμβησης (που επηρεάζει τη συμπεριφορά διατροφής. Το μέγεθος των επιπτώσεων εξαρτάται σε μεγάλο βαθμό από το μέγεθος της διαφοράς θερμοκρασίας που παρατηρείται.

Οι διαφορές στο σχήμα των προνυμφών μπορεί να οφείλονται σε διαφορετική αλλμετρική ανάπτυξη στις διαφορετικές θερμοκρασίες. Το σχήμα όπως και τη ικανότητα κίνησης εξαρτώνται κυρίως από το σκελετικό σύστημα και τους μυς των ψαριών. Η μυϊκή ανάπτυξη στα ψάρια των προνυμφών συμβαίνει και από τις δύο υπερπλασίες (παραγωγή νέων μυϊκών ινών) και υπερτροφία (αύξηση του μεγέθους των μυϊκών ινών). Ο πολλαπλασιασμός και η διαφοροποίηση αυτών των κυττάρων οδηγούν στο σχηματισμό νέων ινών, μία διαδικασία που ρυθμίζεται από διάφορους μυογονικούς ρυθμιστικούς παράγοντες που μπορούν επίσης να επηρεαστούν από το περιβάλλον (θερμοκρασία) και διατροφικές παράμετρους (Valente et al., 2013).

Τα αποτελέσματα της επιρροής της διαφοροποίησης της θερμοκρασίας στις προνύμφες παρατηρούνται ήδη από τα πρώτα στάδια ανάπτυξης. Για παράδειγμα, η επώαση αυγών ρέγγας Ατλαντικού *Clupea harengus*, στους 12°C οδήγησε σε αυξημένη ικανότητα επίτευξης μέγιστων ταχυτήτων κατά την κολύμβηση αλλά και μειωμένη ταχύτητα κολύμβησης σε σύγκριση με προνύμφες που επώαστηκαν στους 5°C. Καθώς η αντοχή στην κολύμβηση καθώς και οι αρχικές αποκρίσεις είναι κρίσιμα χαρακτηριστικά για την αποφυγή των αρπακτικών αυτά τα αποτελέσματα πως εκκόλαψη των προνυμφών και ανάπτυξή τους σε μέτριες θερμοκρασίες οδηγούν σε μείωση της θνησιμότητας λόγω καλύτερης ικανότητας αποφυγής θηρευτών πράγμα που προάγει επίσης τον ρυθμό ανάπτυξης των προνυμφών. Μπορεί επίσης να

εξαχθεί το συμπέρασμα πως η αύξηση της μυϊκής μάζας των προνυμφών οδηγεί σε αύξηση του μεταβολισμού.

Γενικότερα υπάρχει μία επιτάχυνση στην μυογένεση κατά τα πρώτα στάδια των προνυμφών ψαριών σε αυξημένες θερμοκρασίες νερού. Τέτοια αποτελέσματα έχουν παρατηρηθεί σε αρκετές προνύμφες.

Σε ορισμένα είδη ψαριών η αύξηση της θερμοκρασίας του νερού μπορεί να οδηγήσει σε ταχύτερη ανάπτυξη των μυών σε σχέση με τα οστά, με αποτέλεσμα την εμφάνιση παραμορφώσεων. Οι Albokhadaim et al. (2007) έχουν δείξει ότι οι προνύμφες σολομού που εκτρέφονται στους 5 ° C μεγαλώνουν γρηγορότερα έως την 6^η εβδομάδα μετά την πρώτη σίτιση όταν τα αυγά ήταν επωάστηκε στους 10 ° C παρά στους 5 ° C, αλλά η χαμηλότερη θερμοκρασία προκάλεσε μια πιο παρατεταμένη περίοδο ανάπτυξης μυών που ξεπερνά την εβδομάδα 6 έως την εβδομάδα 21. Την 21^η εβδομάδα, η προνύμφη σολομού που επωάστηκε σε θερμοκρασίες 5°C εμφάνισε περισσότερες μυϊκές ίνες από προνύμφη σολομού που επωάστηκε στους 5°C. Παράλληλα εμφάνισε αυξημένη συμπεριφορά σίτισης καθ' όλη τη διάρκεια της ανάπτυξης, και προτάθηκε ότι αυτή η δραστηριότητα μπορεί να εξηγήσει την καλύτερη ανάπτυξη και ανάπτυξη μυών.

Η παραπάνω πρόταση υποστηρίχθηκε από τον Kronnie (2000), ο οποίος ανέφερε ότι η διαμήκης ανάπτυξη των μυϊκών ινών μειώνεται και ο ρυθμός ανάπτυξης μεταξύ των ινών μειώνεται σε ακινητοποιημένες προνύμφες του είδους *Danirerio*. Αυτές οι επιδράσεις της ακινητοποίησης αποκαλύπτουν πως δεν επιδρά η κινητικότητα στην ανάπτυξη της μυϊκής μάζας αλλά η θερμοκρασία νερού.

Είναι ενδιαφέρον να σημειωθεί ότι μεταξύ 21 και 32 ημερών ανάπτυξης του *Danirerio*, η συνεχής άσκηση λόγω κίνησης αυξάνει τα ην μιτοχονδριακή πυκνότητα (Pelster et al., 2003). Αυτή η αύξηση της μιτοχονδριακής πυκνότητας ενισχύει την αερόβια ικανότητα του μυός και βελτιώνει την ικανότητα κολύμβησης και αντοχής σε υποξικές συνθήκες.

Ομοίως, οι Alami-Durante et al. (2006) διαπίστωσαν πως οι προνύμφες του ευρωπαϊκού λαβρακίου που εκτράφηκαν κατά τις πρώτες μέρες σε χαμηλότερες θερμοκρασίες εντός του εύρους ανοχής εμφανίζουν υψηλότερη ικανότητα ανάπτυξης όταν μεταφέρονται σε περιβάλλον που η θερμοκρασία του νερού ήταν υψηλότερη

από εκείνες που αναπτύχθηκαν σε υψηλότερες θερμοκρασίες νερού. Αυτή η βελτίωση της απόδοσης οφείλεται σε μεγαλύτερη ικανότητα πρόσληψης νέων λευκών μυών.

Η θερμοκρασία μπορεί να επηρεάσει τόσο τις υπερπλασίες όσο και τις διαδικασίες υπερτροφίας αν και η σχετική συμβολή στην ανάπτυξη των μυών ποικίλλει ανάλογα με τη θερμοκρασία, μέσω της ανάπτυξης μεταξύ των ειδών.

Η ποικιλία των πειραματικών πρωτοκόλλων και συνθηκών αποκλείει μια σαφή γενική εικόνα του σύνθετου ρόλου της θερμοκρασίας στην ανάπτυξη των μυών στις προνύμφες (Johnston, 2006).

Υπάρχει πιθανώς μία σημαντική ειδική επίδραση της θερμοκρασίας στην ανάπτυξη των μυών και στην ογκογένεση άλλων οργάνων. Αρκετές μελέτες έχουν αποδείξει ότι η θερμοκρασία του νερού κατά τη διάρκεια των εμβρυϊκών και πρώιμων σταδίων των προνυμφών επηρεάζει τα επόμενα στάδιο μυογένεσης και την σωματική ανάπτυξη των προνυμφών (Ayalaetal., 2000; Johnston, 2006). Στις μελέτες οι θερμοκρασίες αυτές οδηγούν σε μεγαλύτερο αριθμό ινών μεγάλου μήκους και μεγαλύτερο μήκος μυϊκών ινών.

Η μη αναστρέψιμη επίδραση των θερμοκρασιών στην μυογένεση και το μήκος των ψαριών είναι δύσκολο να εκτιμηθεί. Οι συνθήκες διατροφής και εποχιακές περιβαλλοντικές αλλαγές κατά την ανάπτυξη σχετίζονται άμεσα με την ανάπτυξη των προνυμφών κι έτσι δεν μπορεί να εκτιμηθεί η αποκλειστική επίδραση της θερμοκρασίας στην μυϊκή ανάπτυξη των προνυμφών.

Όταν οι μορφολογικοί χαρακτήρες αναπτυχθούν οι διαφορές που οφείλονται στην επίδραση της θερμοκρασίας τείνουν να εξαφανιστούν. Όπως έχει παρατηρηθεί σε αρκετά είδη οι προνύμφες έχουν την ικανότητα να αντισταθμίζουν την επιβράδυνση της ανάπτυξης κατά την πρώιμη διάρκεια της ζωής τους.

Παράλληλα η θερμοκρασία του νερού επηρεάζει και την ανάπτυξη του σκελετού (Boglioneetal., 2013). Η διαδικασία ανάπτυξης των χόνδρων και των οστών καθυστερούν σε χαμηλές θερμοκρασίες, βέβαια στα φυσιολογικά όρια ανάπτυξης των προνυμφών (Sfakianakisetal., 2004).

Η ύπαρξη ακραίων και μη βέλτιστων θερμοκρασιών έπειτα από την εκκόλαψη και κατά το στάδιο των προνυμφών οδηγούν σε ατελή ανάπτυξη, εμφάνιση σκελετικών παραμορφώσεων (κυρίως στην περιοχή του κρανίου) καθώς και στα πτερύγια ενώ

παρατηρούνται ανωμαλίες στην απορρόφηση του σάκου ελαίου και στην πραγματοποίηση της πρώτης σίτισης.

Ακραίες θερμοκρασίες εκτροφής ψαριών οδηγούν σε σκελετικές παραμορφώσεις στην σπονδυλική στήλη όπως η εμφάνιση καμπυλότητας σε αυτή (λόρδωση, κύφωση και σκολίωση), στο κρανίου, παραμορφώσεις στις γνάθους, σύντηξη των σπονδύλων καθώς και παραμορφώσεις των πτερυγίων. Πολλές από αυτές τις παραμορφώσεις είναι θανατηφόρες επειδή αποτρέπουν την επαρκή σίτιση. Όμως πολλές παραμορφώσεις προσδίδουν ανώμαλη εμφάνιση, αλλά οι προνύμφες μπορούν να συνεχίσουν την ανάπτυξη μέχρι το στάδιο της νεανικής ηλικίας. Άλλοι τύποι δυσπλασίας είναι ελάχιστα διακριτοί που δεν μπορούν να παρατηρηθούν εξωτερικά.

➤ Επίδραση στη σεξουαλική διαφοροποίηση

Η μεταβολή της θερμοκρασίας κατά την διάρκεια των κρίσιμων σταδίων ανάπτυξης όπως το προνυμφικό στάδιο μπορούν να επιδράσουν σημαντικά στον φαινότυπο των ενηλίκων ψαριών διαμέσω της μεταβολής της αναλογίας φύλου των προνυμφών.

Σε πολλά σπονδυλωτά, συμπεριλαμβανομένων των ψαριών, το φύλο του απογόνου δεν καθορίζεται αμετάβλητα κατά τη γονιμοποίηση, αλλά μπορεί να επηρεαστεί από περιβαλλοντικές φυσικές και κοινωνικές συνθήκες που βιώνουν κατά τη διάρκεια ενός κρίσιμου σταδίου ανάπτυξης (κατά τη διάρκεια της εμβρυογένεσης ή ακόμα αργότερα). Αυτό ονομάζεται περιβαλλοντικός προσδιορισμός φύλου (Angelopoulou et al., 2012).

Μεταξύ των περιβαλλοντικών παραγόντων η θερμοκρασία έχει αποδειχθεί ότι είναι ένας από τους κύριους παράγοντες στον προσδιορισμό του φύλου. Ακόμη και μικρές μεταβολές θερμοκρασίας (1-2 °C) που σημειώθηκαν σε κρίσιμα αναπτυξιακά στάδια οδήγησαν πάντοτε σε υψηλά ποσοστά σεξουαλικής μεροληψίας (έως 3: 1, αρσενικά: θηλυκά) σε αρκετά είδη.

Ο αυξημένος αριθμός αρσενικών ψαριών σε προνύμφες που αναπτύχθηκαν σε υψηλότερες θερμοκρασίες θα μπορούσε να είναι αποτέλεσμα πιθανώς δύο μηχανισμών. Η υψηλή θερμοκρασία αυξάνει το ρυθμό ανάπτυξης και πιθανώς οι ταχέως αναπτυσσόμενες προνύμφες θα μπορούσαν να διαφοροποιούνται νωρίτερα σαν αρσενικά άτομα από τα ψάρια που αναπτύσσονται αργότερα. Οι υψηλότερες θερμοκρασίες αναστέλλουν τη δράση της αρωματάσης, ενός ενζύμου που παράγει

οιστρογόνα απαραίτητα για τη διαφοροποίηση των θηλυκών προνυμφών (Udhica et al., 2004).

Η τάση των προνυμφών να διαφοροποιούνται προς μία κατεύθυνση φύλου απομακρύνει τον πληθυσμό από το να προσεγγίσει την βέλτιστη αναλογία φύλου που θα το βοηθήσει ώστε να πολλαπλασιαστεί και να αναπτυχθεί επειδή μειώνει το πραγματικό μέγεθος του πληθυσμού και, κατά συνέπεια, τη βιωσιμότητα των ευαίσθητων ατόμων καθώς και των ατόμων που συμβάλλουν στην αναπαραγωγή.

Πρόσφατα αποδείχτηκε πως η τάση να κατευθύνονται οι προνύμφες προς συγκεκριμένα φύλα λόγω της μεταβολής της θερμοκρασίας επηρεάζεται από τις συνθήκες που είχαν βιώσει οι πρόγονοι ακόμα και στο στάδιο των προνυμφών τους. Αυτή η διαγενεακή πλαστικότητα τροποποιεί τις αποκρίσεις των απογόνων απέναντι στις μεταβολές των περιβαλλοντικών παραγόντων ιδιαίτερα όσον αφορά τις αποκρίσεις σε αυξημένες θερμοκρασίες (Donelson et al., 2012).

Όταν οι γονείς εγκλιματίστηκαν στους 1,5 ° C πάνω από τη θερμοκρασία που παρατηρείται συνήθως κατά τη διάρκεια του προνυμφικού σταδίου, η αναλογία των θηλυκών απογόνων των θηλυκών προς τα αρσενικά μειώθηκε κατά 40% αλλά έπειτα από μία γενικά εγκλιματισμού στις περιβαλλοντικές συνθήκες αυτές η αναλογία αποκαταστάθηκε πλήρως στο φυσιολογικό για τις επόμενες δύο γενιές.

Προνύμφες που βίωσαν θερμοκρασίες 3°C μεγαλύτερες από την μέση θερμοκρασία στους θερινούς μήνες παρήγαγαν απογόνους στους οποίους, το ποσοστό των θηλυκών απογόνων μειώθηκε κατά περισσότερο από 50% συγκριτικά με προνύμφες που βίωσαν φυσιολογικές θερμοκρασίες σαν προνύμφες. Επιπλέον, τα ψάρια που εκτράφηκαν στους 3 ° C πάνω από τη μέση θερινή θερμοκρασία για δύο γενιές δεν παρήγαγαν καθόλου απογόνους, λόγω της άμεσης επίδρασης της θερμοκρασίας στο ενδοκρινικό σύστημα.

Οι πρώτες ενδείξεις πλαστικότητας μεταξύ των γενεών λόγω απόκρισης των προνυμφών στις περιβαλλοντικές συνθήκες εντοπίστηκε από τους Sallin και Munch (2012). Οι ερευνητές αυτοί έδειξαν πως τα ψάρια του είδους *Cyprinodon variegatus* μπορούν να προγραμματίζουν την προσαρμοστικότητα των απογόνων τους ακόμα και σε πολύ πρώιμα στάδια ανάπτυξής τους (προνυμφικά στάδια).

Ορισμένες μελέτες μελέτησαν την έκφραση των γονιδίων που σχετίζονται με την ανοχή στο κρύο. Μελέτες στην τσιπούρα (*Sparus aurata*) που εκτέθηκε σε δύο θερμοκρασίες (16 ° C ως μάρτυρας και 6,8 ° C ως ομάδα που εκτέθηκε σε κρύο) για 21 ημέρες έδειξε υπο-έκφραση αντιοξειδωτικών γονιδίων όπως ως καταλάση και γ-γλουταθειόνη S-τρανσφεράση.

Η επιγενετική κληρονομικότητα μπορεί να εξηγήσει το γεγονός της κληρονομικότητας της πλαστικότητας του φαινότυπου σε απογόνους ψαριών όσον αφορά την προσαρμοστικότητά τους σε διαφορετικές συνθήκες όπως οι διαφορετικές τιμές θερμοκρασίας επιτρέποντάς τους να προσαρμοστούν σε διαφορετικές συνθήκες.

3.2.2 Αλατότητα

Σε ένα υδάτινο περιβάλλον, η αλατότητα είναι ένας από τους κύριους παράγοντες που επηρεάζουν την επιβίωση και την κατανομή ενός είδους ψαριού. Στο θαλασσινό νερό εντοπίζεται ένας μεγάλος αριθμός αλάτων που τόσο ως προς την ποσότητά τους όσο και ως προς την ποιότητά τους επηρεάζουν την φυσιολογική λειτουργία και ανάπτυξη των προνυμφών.

Οι θαλάσσιοι οργανισμοί αποφεύγουν την αφυδάτωση καταναλώνοντας θαλασσινό νερό και στη συνέχεια απεκκρίνοντας ενεργά την περίσσεια αλάτων στο υδάτινο περιβάλλον. Αυτό πραγματοποιείται με την οσμορυθμιστική ρύθμιση στα ψάρια διαμέσω της ρύθμισης των ιόντων και του νερού. Η ρύθμιση των ιόντων ελέγχεται από τα ιονοκύτταρα όπου το ένζυμο $\text{Na}^+ / \text{K}^+ \text{-ATPase}$ (NKA) εντοπίζεται σε αφθονία. Η απέκκριση αλάτων όμως απαιτεί την σπατάλη ενός ποσού ενέργειας. Όταν η αλατότητα περιβάλλοντος είναι ίδια με εκείνη των σωματικών υγρών των ψαριών, η απαιτούμενη ενέργεια είναι ελάχιστη, με αύξηση όμως της συγκέντρωσης των αλάτων αυξάνεται και η ενέργεια που απαιτείται.

Οι Tandler et al. (1995) διαπίστωσαν ότι οι προνύμφες της τσιπούρας μπορούν να διατηρούν την οσμωτική πίεση του σώματός τους σταθερή ακόμα και σε πρώιμα στάδια ανάπτυξης σε περιοχές αλατότητας 25-40g/l. Παράλληλα διαπίστωσαν πως η επιβίωση και ανάπτυξη των προνυμφών ήταν καλύτερη σε χαμηλότερες τιμές αλατότητας. Για την αντιμετώπιση της υψηλής αλατότητας αλλά και για να ανταπεξέλθουν οι προνύμφες στις ενεργειακές απαιτήσεις της διαδικασίας αυτής αυξάνουν το βάρος τους έως και 15% ώστε να μπορούν να αποθηκεύουν ενέργεια για να μπορέσουν να ανταπεξέλθουν στο μεταβολικό κόστος.

Το ενεργειακό κόστος της ανάπτυξης των προνυμφών σε συνθήκες υποσιτισμού σε αρκετές περιπτώσεις οδηγεί σε αύξηση του ποσοστού θνησιμότητας και ανακλάται από τους αρχικά χαμηλούς ρυθμούς ανάπτυξης με αποτέλεσμα να διοχετεύουν την ενέργεια στην προσαρμογή τους στις διαφορετικές συνθήκες αλατότητας.

Στην φύση αρκετά είδη έχουν προσαρμοστεί από τις συνθήκες χαμηλής αλατότητας νερού σε συνθήκες υψηλής αλατότητας νερού δημιουργώντας έτσι νέα υβρίδια με ποσοστό επιβίωσης έως και 90%. Παράλληλα τα υβρίδια αυτά δεν εμφανίζουν σχεδόν καθόλου δερματικές βλάβες ή σήψεις των πτερυγίων αντίθετα με καθαρά είδη που προσαρμόστηκαν σε συνθήκες αυξημένης αλατότητας αν και εντοπίστηκε στα πρώτα εμφάνιση καταρράκτη σε ποσοστό <5%. Αυτό αποδίδεται στο υψηλότερο αριθμό και μέγεθος των κυττάρων χλωριδίου και πιθανώς στα επίπεδα της προλακτίνης, μίας ορμόνης που ρυθμίζει τη κατακράτηση νατρίου.

Η οσμωευαισθησία και αλατότητα είναι εξαιρετικά σημαντική για τη φυσιολογία των ψαριών (Boeuf & Payan 2001). Στο στάδιο των ενηλίκων τα κύτταρα προλακτίνης αντιδρούν άμεσα στην αλατότητα του περιβάλλοντος, χημειοϋποδοχείς στο ψευδοβράχιο και άμεσες συνδέσεις μεταξύ αυτών των κυττάρων και του κεντρικού νευρικού συστήματος, προκαλώντας σημαντικές επιδράσεις, επηρεάζοντας το σύστημα ρενίνης-αγγειοτασίνης και την παραγωγή αυξητικών ορμονών. Αντίθετα στις προνύμφες νεαρών ψαριών, πολλά από αυτά τα συστήματα και οι ενώσεις δεν έχουν ακόμη δημιουργηθεί. Έτσι η μέση αλατότητα αλλά και τα υφάλμυρα νερά συνδέονται καλύτερα με την αύξηση του βάρους και στην κολύμβηση, καλύτερη γονιμοποίηση αυγών και απορρόφηση του σάκου ελαίου καθώς και πολλές άλλες λειτουργίες όπως η ανάπτυξη προνυμφών και ο μεταβολικός ρυθμός.

Όσον αφορά το ενεργητικό κόστος αυτού, πρέπει να επιτευχθεί προσαρμογή μέσω των κοινώς αναγνωρισμένων οργάνων που εμπλέκονται στο οσμωρυθμίσεις, το πεπτικό σύστημα, βράγχια, νεφρά, ουροποιητικά κύστη και μερικές φορές το συκώτι. Σε αρκετές περιπτώσεις στις προνύμφες ψαριών τα όργανα αυτά είναι ανεπαρκώς ανεπτυγμένα ανάλογα με τις απαιτήσεις του περιβάλλοντος οδηγώντας σε καλύτερη αφομοίωση των τροφών (Imslan et al., 2011). Έτσι εικάζεται πως αλλαγές στην αλατότητα στην εμπλέκονται στον έλεγχο της πρόσληψης τροφής σε μεταγενέστερα στάδια. Αυτό έχει σημαντικές επιπτώσεις στην διαχείριση των ιχθυοτροφικών συστημάτων.

Ανεπάρκεια ιωδίου μπορεί να οδηγήσει στην εμφάνιση βρογχοκήλης ή υποθυρεοειδισμού και χαρακτηρίζεται από χαμηλά επίπεδα T4, την υπερκινητικότητα του λοειδούς ιστού και διαταραχή στην παραγωγή T3 από το διαθέσιμο T4 (Burel et al. 2000).

Πειράματα εμπλουτισμού της διατροφής των προνυμφών σε ιώδιο οδήγησε σε παρεμπόδιση της ανάπτυξης υπερπλασιών και μείωση της πιθανότητας εμφάνισής τους (Ribeiro et al., 2011). Επιπλέον ο εμπλουτισμός των ζωντανών ζωοτροφών από την έναρξη της διατροφής των προνυμφών βελτίωσε την ανάπτυξη κι επιβίωσή τους συγκριτικά με προνύμφες που δεν τους εφαρμόστηκε κάτι τέτοιο (Ribeiro et al., 2011).

Οι Klaren et al., (2008) αναφέρουν μία παροδική αύξηση στα επίπεδα T4 κατά την έναρξη της δημιουργίας των οφθαλμών, που κορυφώθηκε την 10^η ημέρα έπειτα από την εκκόλαψη (days posthatch, dph) που μειώθηκε κατά την 17^η dph.

Η επαρκής λήψη ιωδίου και σεληνίου από μόνη της δεν εγγυάται μία επιτυχημένη μεταμόρφωση αλλά απαιτεί την συνεργατική λειτουργία μεγάλου αριθμού παραγόντων. Βέβαια παραμένουν αρκετά ερωτήματα όπως αν υπάρχουν άλλοι παράγοντες εκτός των επιπέδων σεληνίου και ιωδίου (όπως ορισμένα αμινοξέα ταυτόχρονα με την T3 και T4 για την προώθηση της μεταμόρφωσης και την ανάπτυξη των προνυμφών).

Κατά τη διάρκεια της μεταμόρφωσης σε τελοστάτες, οι πυρηνικοί υποδοχείς κατηγορίας II (Nhr), οι υποδοχείς θυρεοειδικής ορμόνης (Thr) και οι τάξεις I Nhfs, οι υποδοχείς γλυκοκορτικοειδών (Gr) παίζουν ζωτικούς ρόλους σηματοδότησης στον προσδιορισμό του φαινοτύπου νεανικού και ενήλικου. Ωστόσο, η πολλαπλότητα και η ποικιλομορφία των προνυμφών παραμένει ελάχιστα κατανοητή.

Οι προνύμφες της τσιπούρας στα τελευταία στάδια της προνυμφικής τους ζωής μπορούν να επιβιώσουν σε συνθήκες αλατότητας από 2-39%. Αυτή η ανθεκτικότητα στην αλατότητα της τσιπούρας οφείλεται στην αλληλεπίδραση της αλατότητας με την θερμοκρασίας προσαρμογής τους στις συνθήκες αλατότητας. Σε πρώιμα στάδια όμως της προνυμφικής ζωής της τσιπούρας η αύξηση της αλατότητας οδήγησε σε αυξημένη θνησιμότητα των προνυμφών οδηγώντας σε μείωση της επιβίωσής τους. Παράλληλα έκθεση των προνυμφών σε ιδιαίτερα υψηλές συνθήκες αλατότητας (32-39%) οδήγησε σε αυξημένη θνησιμότητα των προνυμφών. Παράλληλα συνθήκες αλατότητας από 0,3-1% οδήγησαν σε αύξηση της θνησιμότητας για όλα τα εύρη

αλατότητας. Τα βέλτιστα ποσοστά αλατότητας για την επιβίωση των προνυμφών εντοπίστηκαν στο 50-75%. (Bodlinieretal., 2010).

Έτσι λοιπόν προηγούμενα συμβάντα στην φάση των προνυμφών μπορούν να επηρεάσουν σημαντικά την μετέπειτα ζωή του ψαριού τόσο σε ποιότητα όσο και σε ποσότητα.

3.2.3 Αιωρούμενα σωματίδια-θολερότητα νερού

Το υδάτινο περιβάλλον μπορεί να είναι γεμάτο σωματίδια ή αιωρούμενα στερεά, τα οποία μπορούν να κυμαίνονται χρονικά και χωρικά ανάλογα με τις εποχιακές αλλαγές και στους ρυθμούς ροής. Η θολότητα και τα ολικά αιωρούμενα στερεά (TSS) αντιπροσωπεύουν δύο παραμέτρους που παρακολουθούνται συνήθως κατά την ανάλυση σωματιδίων, την ανθρωπογενή ρύπανση και την είσοδό τους από το γύρω περιβάλλον.

Τα αιωρούμενα σωματίδια του νερού επιδρούν σημαντικά στην λειτουργικότητα των ψαριών και ιδιαίτερα των προνυμφών με διαφοροποιήσεις που κυμαίνονται ανάλογα με την εποχή, ρυθμό ροής τους, χαρακτηριστικά τοπογραφίας καθώς και καιρικά φαινόμενα.

Αύξηση των αιωρούμενων σωματιδίων στο υδάτινο περιβάλλον οδηγεί σε αρνητικές επιπτώσεις στην ανάπτυξη των προνυμφών μέσα από μία σειρά από πολύπλοκους παράγοντες που σχετίζονται με την καθίζηση των σωματιδίων αυτών και της δημιουργίας ιζημάτων. Τα σωματίδια αυτά μπορούν να βλάψουν την ανάπτυξη του εμβρύου και των προνυμφών δια μέσω της διατάραξης της συμπεριφοράς αναπνοής και σίτησης (Chapmanetal., 2014).

Μελέτες σε προνύμφες θαλάσσιας πέστροφας (*Cynoscionnebulosus*) όπου εκτέθηκε σε αιωρούμενα σωματίδια έδειξαν πως εμφάνιση μειωμένο αριθμό λεμφοκυττάρων συγκριτικά με ψάρια που δεν εκτέθηκαν στις συνθήκες αυτές. Όταν προνύμφες της ιριδίζουσας πέστροφας (*Oncorhynchus mykiss*) εκτέθηκαν σε συνθήκες αιωρούμενων σωματιδίων εμφανίστηκαν μεταβολικές αλλαγές λόγω αυξημένης θολερότητας. Τα μακροφάγα που παράχθηκαν από την σπλήνα αυξήθηκαν έπειτα από έκθεση σε αιωρούμενα σωματίδια για 8 και 24 ημέρες.

Έτσι λοιπόν η παρουσία αιωρούμενων σωματιδίων στα ύδατα που αναπτύσσονται οι προνύμφες των ψαριών σχετίζονται με σημαντικές επιδράσεις στις μεταβολικές τους

λειτουργίες και ιδιαίτερα με επιδράσεις στην λειτουργία του ανοσοποιητικού τους συστήματος επηρεάζοντας εν τέλει την θνησιμότητά τους.

3.3. Χημικές παράμετροι

3.3.1 Διαλυμένο οξυγόνο

Το διαλυμένο οξυγόνο αποτελεί ιδιαίτερα σημαντικό παράγοντα που επιδρά στην ανάπτυξη των προνυμφών και στην προσαρμογή τους στις συνθήκες.

Χαμηλές τιμές διαλυμένου οξυγόνου στο νερό οδηγούν σε συνθήκες υποξίας για τις προνύμφες και τα ψάρια. . Ο συμβατικός ορισμός της υποξίας είναι όταν το διαλυμένο O₂ είναι κάτω από 2mgL – 1, αν και αυτό το επίπεδο διαφέρει ανάλογα με το είδος που εξετάζεται (Vaquer-Sunyer and Duarte, 2008).

Η εξάντληση του οξυγόνου αντιπροσωπεύει έναν περιβαλλοντικό περιορισμό για πολλά θαλάσσια είδη καθώς το οξυγόνο αποτελεί μία ένωση υψηλής ενέργειας (τριφωσφορική αδενοσίνη, ATP) που απαιτείται για τον αναβολισμό και τις κυτταρικές διεργασίες των υδρόβιων οργανισμών που παράγεται κυρίως από τη μεταφορά ηλεκτρονίων λόγω μεταφοράς μορίων O₂ στα μιτοχόνδρια. Η υποξία μπορεί επομένως να περιορίσει την παραγωγή ενέργειας, με συνέπειες στις μεταβολικές και φυσιολογικές λειτουργίες των ψαριών οποιοδήποτε σταδίου απειλώντας την επιβίωση του οργανισμού.

Σε αρκετές περιπτώσεις τα ψάρια οποιουδήποτε σταδίου έχουν αναπτύξει διάφορες φυσιολογικές στρατηγικές ανάπτυξης σε περιβάλλοντα με χαμηλό O₂ μειώνοντας τον μεταβολισμό τους είτε προσαρμόζοντας την αναερόβια παραγωγή ATP (γλυκόλυση) για να διατηρήσουν τα κυτταρικό ισοζύγιο ενέργειας (Jonzetal., 2014).

Η ανοχή των ψαριών και των προνυμφών τους βασίζεται σε μεγάλο βαθμό στην ικανότητά τους να αντέχουν την μεταβολική καταπόνηση και να ανέχονται σε ιοντικές διαταραχές του pH. Η ανοχή των ψαριών ποικίλλει ανάλογα με το είδος, την ένταση της υποξίας και το οντογενετικό στάδιο που εξετάζεται (Cadiz et al., 2017).

Όταν προνύμφες της μύρης τσιπούρας εκτέθηκαν σε υποξία (επίπεδα διαλυμένου οξυγόνου 45-55%) κι έπειτα , εμφάνισαν υψηλότερα ποσοστά παραμόρφωσης που θα μπορούσαν να σχετίζονται με διαταραχές στις αναπτυξιακές διαδικασίες. Στην ιριδίζουσα πέστροφα *Oncorhynchus mykiss*, η έκθεση σε υποξία (κορεσμός ~34% O₂) κατά τη διάρκεια του προνυμφικού σταδίου (από τη γονιμοποίηση έως 57 ημέρες

μετά τη γονιμοποίηση, dpf) προκάλεσε χαμηλότερη απόδοση στην ικανότητα κολύμβησης όσον αφορά την κρίσιμη ταχύτητα κολύμβησης, χαμηλότερο ρυθμό ανάπτυξης και διαφοροποιήσεις στα χαρακτηριστικά της καρδιάς στις προκύπτουσες προνύμφες (Johnston et al., 2013). Αυτές οι μειωμένες μεταβολικές και κινητικές δραστηριότητες των προνυμφών ψαριών θα τις καθιστούσαν πιο ευάλωτες στα αρπακτικά. Είναι πολύ πιθανό ότι τέτοιες επιπτώσεις μπορεί να είναι κοινές για τα είδη θαλάσσιων ψαριών και μπορεί να έχουν συνέπειες για μεταγενέστερα στάδια όσον αφορά τη φυσιολογική απόδοση και την φυσική κατάσταση.

Αρκετές μελέτες που βασίζονται στην εργαστηριακή έκθεση σε χαμηλό (Διαλυμένο οξυγόνο, Diluted, Oxygen) έδειξαν πως η πλαστικότητα ανάπτυξης που προκαλείται από υποξία κατά τη διάρκεια των πρώτων σταδίων μπορεί να οδηγήσει σε δυσμενείς και ευεργετικές επιδράσεις μεταφοράς στην αερόβια απόδοση και στην ανοχή των νεαρών ψαριών στην υποξία.

Οι προνύμφες του ευρωπαϊκού λαβρακιού (*Dicentrarchus labrax*) αποτελούν ιδιαίτερα ευαίσθητο είδος στις συνθήκες υποξίας καθώς εντοπίζονται κυρίως σε παράκτιες περιοχές είτε λόγω εκτροφής είτε λόγω φυσικής παρουσίας τους κι επομένως εκτίθενται πιο συχνά σε περιβαλλοντικές διακυμάνσεις, ιδιαίτερα κατά το στάδιο των προνυμφών. Μελέτες στο είδος αυτό έδειξαν πως η έκθεσή του σε μέτρια υποξία (40% DO) στο προνυμφικό στάδιο θα μπορούσε να προκαλέσει μακροχρόνιες επιδράσεις στις μεταβολικές παραμέτρους καθώς και στο πεπτικό κι αιμοποιητικό σύστημα (Cadoz et al., 2017). Όσον αφορά τις ανεπιθύμητες ενέργειες της υποξίας παρατηρήθηκε μειωμένος ρυθμός ανάπτυξης σε νεαρά λαβράκια (295–361 dpf) που είχαν εκτεθεί σε υποξία (κορεσμός 40%) κατά τη διάρκεια του σταδίου των προνυμφών (30–38 dpf) (Cadiz et al., 2018). Οι Zambonino-Infante et al., (2017) πρότειναν πως αυτά τα προβλήματα της ανάπτυξης λόγω υποξίας οφείλονται σε μειωμένη αποτελεσματικότητα της πρωτεϊνικής και πεπτικής λειτουργίας. Επιπλέον οι Cadiz et al., (2018) απέδειξαν πως η έκθεση των προνυμφών ιδιαίτερα κατά τα πρώιμα στάδια ζωής τους οδήγησαν σε αύξηση των αποθεμάτων γλυκογόνου χωρίς καμία άλλη επιρροή στον μεταβολισμό των υδατανθράκων. Στο ευρωπαϊκό λαβράκι έκθεση σε υποξία κατά τη διάρκεια του σταδίου της προνύμφης (28–50 dpf) προκάλεσε μη αναστρέψιμα προβλήματα στην ικανότητα ανταλλαγής οξυγόνου στον οργανισμό των ενήλικων ψαριών. Αυτό μπορεί να έχει περαιτέρω επιπτώσεις στον μεταβολισμό των ψαριών, συμπεριλαμβανομένου του ρυθμού ανάπτυξης.

Μελέτες στο ευρωπαϊκό λαβράκι έδειξαν πως η χρόνια έκθεση σε μέτριες συνθήκες υποξίας οδήγησαν σε χαμηλότερη ανοχή στην υποξία συγκριτικά με ψάρια που δεν υπέστησαν υποξία. Αυτή η μεταβλητότητα πιθανότατα οφείλεται σε παραλλαγές παραγόντων που σχετίζονται με τη διαδικασία πρόκλησης υποξίας (θερμοκρασία νερού, επαναληψιμότητα της διαδικασίας). Η πρόιμη έκθεση σε υποξία στο προνυμφικό στάδιο του λαβρακίου τροποποιεί τον αναπτυξιακό φαινότυπο των ψαριών με αποτέλεσμα να μην είναι σε θέση να αντιμετωπίσουν την υποξία.

Έρευνες στο zebrafish έδειξαν πως έκθεση των προνυμφών σε υποξία (5% DO) μπορεί να αυξήσει την επακόλουθη ανοχή υποξίας στο στάδιο των ενηλίκων (Robertson et al., 2014). Τέτοιες μακροπρόθεσμες ευεργετικές επιδράσεις στην ανοχή στην υποξία έχουν δειχθεί μόνο σε είδη ψαριών γλυκού νερού.

Πιο πρόσφατα, οι Wood et al. (2017) ανέφεραν ότι οι νεαροί σολομοί *Salmo Salmon* που είχαν προηγουμένως εκτεθεί σε υποξία (κορεσμός 50%) κατά τη διάρκεια των πρώτων σταδίων τους (από τη γονιμοποίηση για 100 ημέρες) έχασαν την ικανότητά τους να αντιμετωπίζουν σημάδια κινδύνου, σε υψηλότερα επίπεδα διαλυμένου οξυγόνου συγκριτικά με προνύμφες που αναπτύχθηκαν σε σταθερές συνθήκες οξυγόνου καθ' όλη την διάρκεια ανάπτυξής τους (Wood et al., 2017). Αυτό έχει σημαντικές επιπτώσεις καθώς τα άτομα που έρχονται αντιμέτωπα με υποξικές περιβαλλοντικές συνθήκες κατά την διάρκεια των πρώιμων σταδίων της ζωής τους θα μπορούσαν να αναπτύξουν μειονεκτικούς φαινότυπους προκειμένου να ανέχονται παρόμοιους περιορισμούς στο μέλλον.

Επομένως, η κατανόηση των μακροπρόθεσμων επιπτώσεων αυτών των περιβαλλοντικών περιορισμών στη φυσιολογική απόδοση των ψαριών είναι απαραίτητη για την καλύτερη πρόβλεψη πιθανών επιπτώσεων των προνυμφών ιδιαίτερα σε εύκρατα είδη ψαριών.

Η προσαρμοστική πλαστικότητα μπορεί να οδηγήσει έναν οργανισμό στ να εκτεθεί σε περιβαλλοντικούς περιορισμούς κατά το στάδιο της πρώιμης ζωής για να αναπτύξει φαινότυπους που θα επιτρέψουν την καλύτερη αντιμετώπιση με παρόμοιες καταστάσεις αργότερα στη ζωή (Nettle and Bateson, 2015). Αντίθετα, η έγκαιρη έκθεση σε περιορισμούς μπορεί επίσης να έχει επιζήμια αποτελέσματα στην αναπτυξιακή διαδικασία με δια μέσω μορφολογικών και φυσιολογικών βλαβών και

τελικά να έχει αρνητικό αντίκτυπο στην φυσική κατάσταση των προνυμφών και ψαριών.

Οι Cadizetal., (2018) έδειξαν πως η έκθεση των προνυμφών σε υποξία έχει σημαντικές επιπτώσεις στην μεταγενέστερη υποξία βέβαια ανάλογα με το είδος και τις περιβαλλοντικές συνθήκες υποξίας. Όμως οι μηχανισμοί στους οποίους βασίζονται οι μακροχρόνιες αντιδράσεις στην πρώιμη έκθεση στην υποξία είναι σε μεγάλο βαθμό άγνωστες στα ψάρια. Για παράδειγμα στα zebrafish η προσαρμοστική αναπτυξιακή πλαστικότητα ανοχής υποξίας οδήγησε σε τροποποίηση της αναλογίας φύλου υπέρ των ανδρών που εμφανίζουν χαμηλότερη κρίσιμη ένταση οξυγόνου και υψηλότερη ανοχή υποξίας σε σύγκριση με τα θηλυκά ψάρια (Robertsonetal., 2014). Στα ευρωπαϊκά λαβράκια δεν εντοπίστηκε επιρροή στους σεξουαλικούς χαρακτήρες. Σε αυτό το είδος, η διαφοροποίηση του φύλου λαμβάνει χώρα από 7 μηνών, αλλά η ωρίμανση των όρχεων και των ωοθηκών ξεκινά από 2 έως και 3 έτη αντίστοιχα. Ως εκ τούτου, δεν μπορεί να αξιολογηθεί η πιθανή σχέση μεταξύ της έκθεσης νωπών λαυρακιών στην πρώιμη ζωή στην υποξία και των διαδικασιών προσδιορισμού / διαφοροποίησης του φύλου και της πιθανής συνέπειάς της με μεταγενέστερη χαμηλότερη ανοχή υποξίας. Κατά τη διάρκεια της έκθεσής τους όμως σε υποξία παρουσιάζουν αρκετές μορφολογικές και φυσιολογικές διαφοροποιήσεις όπως π.χ. στην δομή των οστών και στην μυϊκή ανάπτυξη. Έτσι, οι ανεπιθύμητες ενέργειες μεταφοράς που παρατηρήθηκαν στην ανοχή στην υποξία αναμενόταν να οφείλονται στη διακοπή μιας αναπτυξιακής διαδικασίας.

3.3.2 pH

Η οξύτητα του περιβάλλοντος αποτελεί σημαντική πρόκληση για τα περισσότερα ψάρια καθώς τους προκαλεί διαταραχές στην οξεοβασική ισορροπία των κυττάρων τους διαταράσσοντας την ομοιόσταση του οργανισμού τους.

Μεγάλο μέρος της οξύτητας προέρχεται είτε από αποσάθρωση πετρωμάτων είτε από πρόσληψη του CO₂ από τους ωκεανούς. Καθώς οι ωκεανοί απορροφούν CO₂, το pH μειώνεται επηρεάζοντας κατά συνέπεια τους οργανισμούς σε αυτή καθώς αναπόφευκτα οι οργανισμοί θα εκτεθούν στην μεταβολή αυτή και θα πρέπει να προσαρμοστούν.

Η καθαρή απώλεια ιόντων, κυρίως Na⁺ και Cl⁻, προκύπτει από μειωμένη πρόσληψη ιόντων και αυξημένη απώλεια διάχυτων ιόντων στα βράγχια. Η μειωμένη πρόσληψη

ιόντων μπορεί να προκύψει από την αναστολή συγκεκριμένων μεταφορέων, όπως η κενομοριακή $H^+ - ATP$ άσή έμμεσα από θερμοδυναμικά δυσμενείς συνθήκες για την ανταλλαγή Na^+ / H^+ σε χαμηλό pH (Gonzalezetal., 2005).

Η απώλεια Cl^- σε χαμηλό pH μπορεί να είναι μια έμμεση συνέπεια της χαμηλότερης πρόσληψης Na^+ , η οποία μπορεί να οδηγήσει σε αύξηση του H^+ στο πλάσμα. Η αυξημένη εκροή ιόντων πιστεύεται ότι προκαλείται από τη μετατόπιση του Ca^{2+} από το H^+ στις στενές συνδέσεις της μεμβράνης των βράγχων, όπου το Ca^{2+} μειώνει κανονικά τη διαπερατότητα των βραγχίων στα ιόντα μέσω της παρακυτταρικής οδού. Έτσι, τα χαμηλά επίπεδα Ca^{2+} περιβάλλοντος μπορεί να επιδεινώσουν την απώλεια ιόντων σε χαμηλές τιμές pH. Τελικά, η διαταραχή της ισορροπίας ιόντων οδηγεί σε μετατοπίσεις υγρών από τον εξωκυτταρικό στον ενδοκυτταρικό χώρο. Η σχετική μείωση του όγκου του πλάσματος στο αίμα αυξάνει το ιξώδες του αίματος, το οποίο σε συνδυασμό με την επαγόμενη από το στρες αγγειοσυστολή αυξάνει την αρτηριακή πίεση και οδηγεί σε καρδιαγγειακή ανεπάρκεια (Milligan and Wood, 1982).

3.3.2 Θρεπτικά συστατικά (P+N)

Σε αρκετές περιπτώσεις στην ιχθυοκαλλιέργεια εντοπίζεται αυξημένη ποσότητα θρεπτικών συστατικών, κυρίως αζώτου και φωσφόρου. Υψηλή περιεκτικότητα των θαλασσών σε άζωτο και φώσφορο μπορεί να οδηγήσει στην εμφάνιση του φαινομένου του ευτροφισμού.

Σε γενικές γραμμές, ο ευτροφισμός είναι η διαδικασία μέσω της οποίας αυξάνεται το οργανικό φορτίο και η βιομάζα σε ένα υδάτινο οικοσύστημα. Η διαδικασία αυτή χαρακτηρίζεται από υψηλή εισροή θρεπτικών συστατικών σε ρηχά υδρόβια οικοσυστήματα. Όσο πιο ευτροφικό είναι ένα οικοσύστημα τόσο μεγαλύτερη είναι η τάση του να διαθέτει χαμηλότερης ποιότητας νερό.

Το φαινόμενο αυτό οφείλεται σε συρρώρευσή τους στα υδάτινα οικοσυστήματα δια μέσω της τροφής αλλά και τον απορριμμάτων από τα εκτρεφόμενα ψάρια. Γι' αυτό τον λόγο η ισορροπία μεταξύ της παραγωγής απορριμμάτων ψαριών και της χρήσης θρεπτικών συστατικών στα φυτά είναι απαραίτητο να βελτιστοποιηθεί και η συγκεντρωσή τους να παραμένει σταθερή. Περιστασιακά εντοπίζεται υψηλός αριθμός πλαγκτον που εντοπίζεται στις περιοχές αυτές λόγω των ρευμάτων που προκαλούνται και διοχετεύονται στην ευρύτερη περιοχή. Λόγω της συσχέτισης της διαδικασίας ευτροφισμού με επιπτώσεις στην ποιότητα του νερού και επειδή η αυξημένη

ανάπτυξη των υδρόβιων φυτών σχετίζεται με την αύξηση της εισροής θρεπτικών συστατικών

Ωστόσο τίθεται το ερώτημα σχετικά με την βέλτιστη συγκέντρωση θρεπτικών συστατικών στα υδάτινα οικοσυστήματα.

3.3.3 Βαρέα μέταλλα

Τα βαρέα μέταλλα έχουν συσχετιστεί με πολλές παραμορφώσεις ψαριών σε φυσικούς πληθυσμούς αλλά και σε εργαστηριακά πειράματα (Jezierska et al., 2009). Η παρουσία ρύπων και ιδιαίτερα βαρέων μετάλλων στα υδάτινα περιβάλλοντα των ψαριών (θάλασσες, ποτάμια, λιμνοθάλασσες) οδηγεί σε σοβαρές δυσμενείς επιπτώσεις στους οργανισμούς.

Στις αρχές της δεκαετίας του 1970, έγιναν πολλές προσπάθειες για τον εντοπισμό των επιπτώσεων των βαρέων μετάλλων στους οργανισμούς, όπως η επίδραση του καδμίου στις σπονδυλικές παραμορφώσεις του *Cyprinus carpio* (Muramoto, 1981) και του *Pimephales promelas* (Pickering and Gast, 1972) ή της επίδρασης του ψευδαργύρου στη σπονδυλική στήλη του *Phoxinus phoxinus* (Bengtsson, 1974).

Γενικά, τα μέταλλα μπορούν να ταξινομηθούν ως βιολογικά απαραίτητα και μη απαραίτητα. Τα μη απαραίτητα μέταλλα (π.χ. αλουμίνιο (Al), κάδμιο (Cd), υδράργυρος (Hg), κασσίτερος (Sn) και μόλυβδος (Pb)) δεν έχουν αποδεδειγμένη βιολογική λειτουργία (ονομάζονται επίσης ξενοβιοτικά ή ξένα στοιχεία) και η τοξικότητά τους αυξάνεται με αυξανόμενη συγκέντρωση. Τα βασικά μέταλλα (π.χ., χαλκός (Cu), ψευδάργυρος (Zn), χρώμιο (Cr), νικέλιο (Ni), κοβάλτιο (Co), μολυβδαίνιο (Mo) και σίδηρος (Fe)) από την άλλη πλευρά, έχουν γνωστό βιολογικό ρόλο και η τοξικότητα εμφανίζεται είτε σε μεταβολικές ανεπάρκειες είτε σε υψηλές συγκεντρώσεις. Η ανεπάρκεια ενός βασικού μετάλλου μπορεί επομένως να προκαλέσει αρνητικές επιπτώσεις στην υγεία, ενώ η υψηλή συγκέντρωσή του μπορεί επίσης να οδηγήσει σε αρνητικές επιπτώσεις που είναι ισοδύναμες ή χειρότερες από αυτές που προκαλούνται από μη απαραίτητα μέταλλα (Kennedy, 2011).

Τα πιο συχνά εντοπιζόμενα βαρέα μέταλλα είναι το κάδμιο, ο μόλυβδος, ο υδράργυρος, ο ψευδάργυρος, ο χαλκός, το νικέλιο, το κοβάλτιο, το μολυβδαίνιο, το χρώμιο και ο κασσίτερος. Μεταξύ αυτών, τα μέταλλα που έχουν μελετηθεί πιο συχνά όσον αφορά τις παραμορφώσεις είναι το κάδμιο, χαλκός, μόλυβδος, ψευδάργυρος, υδράργυρος και χρώμιο.

Η πιο βιοδιαθέσιμη μορφή μετάλλων που οδηγεί σε τοξικότητα πιστεύεται ότι είναι η διαλυμένη ιοντική μορφή. Σημαντική τοξικότητα μετάλλων στα ψάρια μπορεί επίσης να προέλθει από τις οργανικές μορφές πολλών μετάλλων, όπως κασσίτερος και υδράργυρος. Πολλαπλά φυσιολογικά συστήματα επηρεάζονται από μέταλλα (συνήθως τα βράγχια) και η τοξικότητα εξαρτάται από τη μορφή και τον προσδιορισμό μετάλλων, τη βιοδιαθεσιμότητα, την τοξικοκινητική (απορρόφηση, κατανομή, βιομετατροπή και απέκκριση) και την τοξικοδυναμική (Kennedy, 2011).

Τα μέταλλα συσσωρεύονται στους ιστούς των ψαριών και γίνονται τοξικά όταν οι συγκεντρώσεις φτάνουν σε ορισμένα όρια τοξικότητας, τιμές που ποικίλλουν σημαντικά μεταξύ των μετάλλων, των ειδών μετάλλων, των ταξονομικών ειδών και των σταδίων ζωής του οργανισμού. Τα ψάρια απορροφούν μέταλλα κυρίως μέσω των βράγχων και του πεπτικού συστήματος, και σε μικρότερο βαθμό, μέσω του δέρματος (Kennedy, 2011).

Από την άλλη πλευρά, οι παραμορφώσεις των ψαριών έχουν καταστροφικές επιπτώσεις στους πληθυσμούς των ψαριών, καθώς επηρεάζουν την επιβίωσή τους, τον ρυθμό ανάπτυξης, την ευημερία και την εξωτερική μορφολογία (Boglione et al., 2013). Οι πιο κοινές παραμορφώσεις εντοπίζονται στην σπονδυλική στήλη, στην νηκτική κύστη, τα πτερύγια, την περιοχή του κεφαλιού και τις πλευρικές γραμμές. Οι πιο συχνές από αυτές είναι αυτές της σπονδυλικής στήλης και ιδιαίτερα η λόρδωση (ραχιαία-κοιλιακή καμπυλότητα σχήματος V), η κύφωση (ραχιαία κοιλιακή καμπυλότητα σχήματος Λ) και η σκολίωση (πλευρική καμπυλότητα).

Οι παραμορφώσεις των ψαριών (ειδικά σκελετικές) είναι αρκετά σημαντικές, καθώς παρεμβαίνουν στην ικανότητα του οργανισμού να αλληλοεπιδρά με το περιβάλλον. Ένα ξεχωριστό παράδειγμα είναι η εξασθένιση της ικανότητας κολύμβησης που είναι το πιο κρίσιμο χαρακτηριστικό για την πραγματοποίηση σημαντικών ενεργειών στη ζωή, όπως το κυνήγι θηραμάτων, η αποφυγή αρπακτικών, η μετακίνηση κ.λπ.

Τα βαρέα μέταλλα στις προνύμφες επηρεάζουν κυρίως διάφορες μεταβολικές διεργασίες απαραίτητες για την ανάπτυξη των ψαριών. με αποτέλεσμα καθυστερημένη ανάπτυξη, μορφολογικές και λειτουργικές παραμορφώσεις ή θάνατο των πιο ευαίσθητων ατόμων. Επιπλέον, τα βαρέα μέταλλα ενεργοποιούν τις διαδικασίες αποτοξίνωσης που καταναλώνουν ενέργεια. Έτσι σπαταλάται μικρότερο μέρος της ενέργειας για την ανάπτυξη. Οι περισσότερες μελέτες σχετικά με τα βαρέα

μέταλλα και την ανάπτυξη των ψαριών αναφέρουν σαν επίδραση την εμφάνιση υψηλών ποσοστών θνησιμότητας όπως και σωματικές παραρρώσεις (Jezierskaetal., 2009).

Το στάδιο των προνυμφών των ψαριών είναι τα πιο ευαίσθητο στάδιο όσον αφορά την τοξικότητα σε όλο το κύκλο ζωής των ψαριών (Osmanetal., 2007). Γενικά, η προγεννητική ή πρόωρη μεταγεννητική ζωή είναι πολύ ευάλωτη και ευαίσθητη σε κάθε είδους ξενοβιοτικάκαι η έκθεση κατά τη διάρκεια αυτών των κρίσιμων περιόδων μπορεί να προκαλέσει σημαντικές επιπτώσεις σε όλη την διάρκεια ζωής των ψαριών.

Περιβαλλοντικές παράμετροι όπως η θερμοκρασία του νερού, η συγκέντρωση οξυγόνου, η σκληρότητα, η αλατότητα, η αλκαλικότητα και ο διαλυμένος οργανικός άνθρακας μπορεί να επηρεάσουν την τοξικότητα των μετάλλων στα ψάρια (Sassietal., 2010).Οι υποξικές συνθήκες, η αύξηση της θερμοκρασίας και η οξίνιση συνήθως καθιστούν τα ψάρια πιο επιρρεπή σε δηλητηρίαση, ενώ η αύξηση της περιεκτικότητας σε ανόργανα άλατα (σκληρότητα και αλατότητα) μειώνει την τοξικότητα μετάλλων (Witeska and Jezierska, 2003).

Επιπλέον, αλληλεπιδράσεις μεταξύ διαφόρων μετάλλων που υπάρχουν στο νερό μπορεί επίσης να τροποποιήσουν την τοξικότητά τους.

➤ **Κάδμιο (Cd)**

Το κάδμιο δημιουργεί επιπλοκές στα επίπεδα των θυρεοειδικών ορμονών αναστέλλοντας τους υποδοχείς οιστρογόνων και διαταράσσοντας την έκφραση των αυξητικών ορμονών ενώ ο μόλυβδος αναστέλλει τον θυρεοειδή σύνθεση ορμονών επηρεάζοντας το μεταβολισμό του ιωδίου (Chaurasia et al., 1996). Οι οξειδωτικές ιδιότητες των μεταλλικών ιόντων μπορεί να οδηγήσουν σε οξειδωτικό στρες στα ψάρια και οξειδωτική βλάβη στις κυτταρικές μεμβράνες. Το κάδμιο, ο υδράργυρος και ο μόλυβδος χαλκού ασκούν επίσης γονιδιοτοξική επίδραση στα ψάρια.

Οι Zhangetal. (2012) μελέτησαν την τοξικότητα του καδμίου (0,1-30,000 $\mu\text{g} / \text{L}$ CdCl_2) στις προνύμφες του γατόψαρου του Soldatov (*Silurus soldatovi*) κι εντόπισαν πως στο 92% των περιπτώσεων εντοπίζονται παραμορφώσεις.

Οι Witeskaetal., (2014) μελέτησαν τις επιδράσεις του Cd (100 $\mu\text{g/L}$) στις προνύμφες του είδους *Leuciscusidus*. Τα αποτελέσματά τους έδειξαν ότι η τοξικότητα μετάλλου

επηρέασε τη θνησιμότητα, το μέγεθος του σώματος και διάφορες παραμορφώσεις του σώματος όπως για παράδειγμα την καμπυλότητα των σπονδύλων. Λίγο πριν το τέλος της εμβρυικής περιόδου αναφέρθηκε πως οι παραμορφωμένες προνύμφες αποτελούσαν περίπου το 35% του πληθυσμού. % στον πληθυσμό. Επίσης, ανέφεραν ότι το κάδμιο ήταν πιο τοξικό για τα έμβρυα και τις προνύμφες από το χαλκό, το οποίο συμπεριλήφθηκε επίσης στην ίδια μελέτη.

➤ **Χαλκός**

Ο χαλκός είναι ένα άφθονο στοιχείο που εμφανίζεται ως φυσικό ορυκτό με ευρεία χρήση. Είναι επίσης ένα βασικό μικροθρεπτικό συστατικό για τους ζωντανούς οργανισμούς λόγω του ότι αποτελεί βασικό συστατικό των μεταβολικών ενζύμων (Monteiro et al., 2009). Ωστόσο, μπορεί να είναι τοξικό για ενδοκυτταρικούς μηχανισμούς σε συγκεντρώσεις που υπερβαίνουν τα φυσιολογικά επίπεδα (Hernández et al., 2006). Τα ψάρια μπορούν να συσσωρεύουν χαλκό μέσω διατροφής ή έκθεσης στο περιβάλλον. Μια διακύμανση του διαιτητικού φορτίου χαλκού μπορεί να οδηγήσει σε αλλοίωση της φυσιολογίας των ψαριών μέσω δυσλειτουργιών των πρωτεϊνών τους ενώ έκθεση σε υπερβολικές ποσότητες χαλκού θα έχει επιβλαβείς επιπτώσεις σε βράγχια, στο έντερο και τα αισθητήρια όργανα (Johnsonetal., 2007).

Παράλληλα υπάρχει διαφορά μεταξύ των ψαριών του γλυκού και του αλμυρού νερού με τα ψάρια του γλυκού νερού να συσσωρεύουν Cυκυρίως μέσω της διατροφικής οδού προκαλώντας μία σειρά από παραμορφώσεις.

Οι Johnsonetal., (2007) μελέτησαν την επίδραση του Cυστις προνύμφες ψαριών από την γονιμοποίηση έως και τις πρώτες 120 ώρες έπειτα από την εκκόλαψη για δύο συγκεντρώσεις χαλκού 64 και 244 $\mu\text{gCu} / \text{lt}$. Τα αποτελέσματα έδειξαν αδυναμία των προνυμφών να προσανατολιστούν στο νερό ενώ αυξήθηκε η θνητότητα και ανάπτυξη των προνυμφών.

➤ **Μόλυβδος**

Ο μόλυβδος αποτελεί μία ιδιαίτερα επικίνδυνη ουσία του οποίου οι συγκεντρώσεις αυξάνονται σημαντικά τα τελευταία χρόνια στα υδάτινα οικοσυστήματα. Οι υδρόβιοι οργανισμοί συσσωρεύουν Pb από το νερό και την διατροφή ενώ σε αρκετές

περιπτώσεις η συσσώρευση Pb στα ψάρια προέρχεται κυρίως από μολυσμένο νερό και όχι τόσο από την διατροφή.

Η πιο τοξική μορφή στο νερό θεωρείται ότι είναι το ελεύθερο ιόν Pb (Pb^{2+}) (Monteiro et al., 2011). Οι τοξικές επιδράσεις της Pb στα ψάρια περιλαμβάνουν διαταραχή της ρύθμισης Na^{+} , Cl^{-} και Ca^{2+} και ανάπτυξη μαύρων ουρών, ενώ οι κύριες τοξικές επιδράσεις της χρόνιας έκθεσης μολύβδου στα ψάρια προκαλούνται στα αιματολογικό τους αλλά και νευρολογικό τους σύστημα.

Οι Weis και Weis (1977) μελέτησαν την επίδραση του υδραργύρου, του καδμίου και της έκθεσης σε μόλυβδο στην ανάπτυξη του *F. Heteroclitus* και παρατήρησαν πως μόλυβδος οδηγεί στην εμφάνιση παραμορφώσεων. Παράλληλα έκθεση των αυγών και των προνυμφών οδηγούν στην εμφάνιση σημαντικών παραμορφώσεων των ψαριών και των προνυμφών με κύριο σύμπτωμα την κύρτωση.

Οι Osman et al., (2007) μελέτησαν την επίδραση της έκθεσης των προνυμφών του αφρικάνικου γατόψαρου σε διάφορες συγκεντρώσεις μολύβδου (100, 300 και 500 $\mu g / L$ νιτρικού μολύβδου). Οι προνύμφες εξετάστηκαν στα 48 hpf (ώρες μετά τη γονιμοποίηση), 96 hpf, 144 hpf και 168 hpf (η εκκόλαψη έλαβε χώρα μετά από περίπου 40 ώρες). Η έκθεση σε νιτρικό μόλυβδο προκάλεσε μια προοδευτικά μεγαλύτερη καθυστέρηση στην εκκόλαψη και μείωσε το ποσοστό των εμβρύων που ολοκλήρωσαν επιτυχώς την εκκόλαψη από 75% στην ομάδα ελέγχου σε 40% στην ομάδα που εκτέθηκε σε μόλυβδο 500 $\mu g / L$. Παρατηρήθηκαν τέσσερις μείζονες παραμορφώσεις (ακανόνιστο σχήμα κεφαλής, περικαρδιακό οίδημα, οίδημα σάκου και παραμορφώσεις στην καρδιά) και δύο δευτερεύουσες παραμορφώσεις (ελλατωματικά πτερύγια και μείωση του χρωματισμού). Αυτές οι παραμορφώσεις αυξάνονταν σημαντικά με αύξηση της συγκέντρωσης μολύβδου σε όλα τα στάδια. Όλες οι παραμορφώσεις καταγράφηκαν στις προνύμφες που εκτέθηκαν σε συγκέντρωση μολύβδου 300 και 500 $\mu g / L$. Αξίζει να σημειωθεί ότι παρατηρήθηκαν υψηλότερες συχνότητες παραμορφώσεων στο πρώτο σημείο δειγματοληψίας (48 hpf, αμέσως μετά την εκκόλαψη) αποδεικνύοντας ότι τα περισσότερα από αυτά ήταν θανατηφόρα για τις προνύμφες.

➤ Ψευδάργυρος

Ο ψευδάργυρος είναι ένα βασικό μικροθρεπτικό συστατικό, που βρίσκεται σχεδόν σε κάθε κύτταρο και είναι το δεύτερο πιο άφθονο ιχνοστοιχείο μετά τον Fe. Αποτελεί

ρυθμιστικό καταλύτη ενός αριθμού μεταλλοενζύμων και συμμετέχει στον μεταβολισμό των μορίων συμπεριλαμβανόμενων των πρωτεϊνών και των νουκλεϊκών οξέων. Επιπλέον, το Zn εμπλέκεται σε πιο περίπλοκες λειτουργίες, όπως το ανοσοποιητικό σύστημα, η νευροδιαβίβαση και η σηματοδότηση των κυττάρων.

Αυξημένα επίπεδά του μπορεί να καταστούν τοξικά για τα ψάρια σε όλα τα στάδια. Η τοξικότητα του Zn οφείλεται στην είσοδό του από τα βράγχια όπου η πρόσληψη Ca^{2+} διαταράσσεται, οδηγώντας σε υποκαλσιμία και τελικά θάνατο (Niyogi and Wood, 2006). Τα άλλα τελικά σημεία τοξικότητας ποικίλλουν μεταξύ των γλυκών υδάτων και των θαλάσσιων ψαριών με τα πιο κοινά να είναι η επιβίωση, η ανάπτυξη, η αναπαραγωγή και η εκκόλαψη. Ωστόσο, η χρόνια έκθεση στο Zn μπορεί να οδηγήσει σε προσαρμογή για τα ψάρια που επιβιώνουν (Niyogi & Wood, 2006).

➤ Χρώμιο

Το χρώμιο (Cr) είναι ένα πανταχού παρόν στοιχείο που προσδιορίζει κυρίως σε δύο μορφές στο περιβάλλον, ανάλογα με τα φυσικοχημικά χαρακτηριστικά: το πιο συχνά ευρισκόμενο τρισθενές Cr (III) και το πιο τοξικό το εξασθενές Cr (VI) που παράγεται κυρίως από ανθρωπογενείς πηγές όπως βιομηχανικά απόβλητα. Η κακή επεξεργασία αυτών των λυμάτων μπορεί να οδηγήσει στην παρουσία Cr (VI) στα ύδατα όπου εντοπίζεται συνήθως σε επιβλαβή επίπεδα για τα ψάρια (Lietal., 2011).

Το Cr, εκτός από την ταξινόμησή του ως καρκινογόνο ομάδας I έχει αναφερθεί ότι έχει πολλές δυσμενείς επιπτώσεις στον οργανισμό των ψαριών. Τα ψάρια αφομοιώνουν το Cr με κατάποση είτε από τα βράγχια και συσσωρεύεται στο ήπαρ σε υψηλές συγκεντρώσεις. Οι τοξικές επιδράσεις του Cr στα ψάρια περιλαμβάνουν: αιματολογικές, ιστολογικές και μορφολογικές αλλοιώσεις, αναστολή / μείωση της ανάπτυξης, παραγωγή αντιδραστικών ειδών οξυγόνου (ROS) και εξασθενημένη ανοσολογική λειτουργία.

3.3.4 Χημικοί ρύποι

Η περιβαλλοντική έκθεση σε μια ευρεία ποικιλία χημικών ουσιών μπορεί να προκαλέσει σημαντικές επιπτώσεις στα ψάρια και ιδιαίτερα στο προνυμφικό κι εμβρυικό στάδιο όπου είναι πιο ευαίσθητα.

Τα είδη ψαριών έρχονται αντιμέτωπα σε αρκετές περιπτώσεις με χημικούς ρύπους που εισέρχονται στο υδρόβιο περιβάλλον λόγω μεγάλων φορτίων απορροής αστικών

και γεωργικών, οικιακών και βιομηχανικών λυμάτων, καθώς και έναν ολοένα αυξανόμενο αριθμό αναδυόμενων χημικών ουσιών που απελευθερώνονται καθημερινά. Παρόλο που εντοπίζονται αρκετές μέθοδοι επεξεργασίας λυμάτων η αποτελεσματικότητά τους ποικίλλει με αποτέλεσμα σε ορισμένες περιπτώσεις να μην απομακρύνονται αποτελεσματικά οι ρύποι και να παραμένουν στα υδάτινα οικοσυστήματα οδηγώντας σε σημαντικές επιδράσεις στους θαλάσσιους οργανισμούς.

Γενικότερα οι επιπτώσεις κυμαίνονται από κυτταρικές και βιοχημικές επιπτώσεις έως επιπτώσεις στην αναπαραγωγή, στη φυσιολογία καθώς και στο ενδοκρινικό σύστημα.

Το στάδιο των εμβρύων-προνυμφών αποτελεί το πιο ευαίσθητο στάδιο σε τοξικότητες συγκριτικά με τα ενήλικα ψάρια. Επομένως για την μείωση του αντίκτυπου στους ενήλικες είναι σημαντικό να μειωθεί η έκθεση των προνυμφών σε οργανικούς ρύπους. Παρόλο που τα ενήλικα ψάρια είναι πολύ πιο ανεκτικά σε περιστατικά θνησιμότητας από το στάδιο των προνυμφών, οι χημικοί ρύποι μπορούν να επηρεάσουν την μελλοντική αναπαραγωγή των ψαριών οδηγώντας παράλληλα σε παραμορφώσεις μειώνοντας την ικανότητα προσαρμογής των ενήλικων ψαριών. Σοβαρές δυσπλασίες μπορούν να προκαλέσουν υψηλά ποσοστά θνησιμότητα επηρεάζοντας αρνητικά σημαντικές λειτουργίες του οργανισμού των ψαριών ακόμη και μη θανατηφόρες ανωμαλίες, οι οποίες μπορεί να επιμένουν στα στάδια της προνυμφικής αλλά κι ενήλικης ζωής μειώνοντας την πιθανότητα επιβίωσης.

Οι Yamamotoetal., (2017) κατέληξαν στο συμπέρασμα πως οργανικοί χημικοί ρύποι επιδρούν στην αναπαραγωγική φυσιολογία των εγγενών ειδών ψαριών πιθανώς μέσω της διαταραχής του ενδοκρινικού συστήματος λόγω της παρουσίας συγκεκριμένων οργανικών ουσιών στα λύματα. Οι Wuetal., (2011) πρότειναν πως το οξειδωτικό στρες που προκαλείται από την διφαινόλη στα έμβρυα και προνύμφες του zebrafish θα επηρεάσει την μελλοντική ανάπτυξη του σκελετού των ψαριών και θα αυξήσει τον κυτταρικό θάνατο σε ενήλικα άτομα μειώνοντας την γενική τους ευεξία. Έτσι, οι επιπτώσεις των ρύπων στους ενήλικες, δια μέσω της έκθεσης των προνυμφών τους ή των ίδιων σε οργανικούς ρύπους, περιλαμβάνουν πολύπλοκες φυσιολογικές αποκρίσεις επηρεάζοντας βασικές δραστηριότητες ή ζωτικές λειτουργίες τους κι επομένως την δυναμική του πληθυσμού τους.

3.4 Βιολογικές παράμετροι

3.4.1 Διατροφικοί παράγοντες

Η διατροφή αποτελεί έναν σημαντικό παράγοντα που επιδρά στην ανάπτυξη των προνυμφών καθώς σχετίζεται με την επιρροή στις ορμόνες καθώς και στην κυτταρική διαφοροποίηση των προνυμφών. Η διατροφή σε συνδυασμό με τις ενδογενείς ορμόνες αποτελούν τους κύριους παράγοντες που επηρεάζουν την ανάπτυξη των ψαριών στο προνυμφικό τους στάδιο όπου λαμβάνει χώρα η κυτταρική διαφοροποίηση.

Έχει προταθεί πως η ανάπτυξη κι επιβίωση των προνυμφών εξαρτάται από την χρονική αλληλεπικάλυψη μεταξύ των πρώτων προνυμφών σίτισης και της διαθεσιμότητας κατάλληλου θηράματος. Η αφθονία των θηραμάτων κατά τη διάρκεια αυτής της κρίσιμης περιόδου επηρεάζει την επιβίωση των προνυμφών καθώς εξαρτάται από την επιτυχία της κατάποσης που είναι περιορισμένη στο στάδιο αυτό. Ως εκ τούτου, η ανάπτυξη και η επιβίωση των προνυμφών δεν εξαρτάται μόνο από τη διαθεσιμότητα των θηραμάτων αλλά και από το μέγεθος των θηραμάτων, πράγμα που σημαίνει ότι τα μεγαλύτερα άτομα είναι σε θέση να κάνουν τροφή σε ευρύτερο φάσμα θηραμάτων (Mehner et al., 1998).

Παράλληλα η ποιότητα της διατροφής επηρεάζει την ανάπτυξη και τα χαρακτηριστικά των προνυμφών. Όχι μόνο η μορφολογία του πεπτικού συστήματος μεταβάλλεται σαν απόκριση στην διατροφή αλλά και τα διαφορετικά συστατικά της διατροφής έχουν σημαντικό ρόλο στο μεταμορφικό συγχρονισμό, ανάπτυξη, επιβίωση και μεταβολές στις προνύμφες και ψάρια όλων των ειδών (Ribeiroetal., 2011). Οι ειδικές διαιτητικές πρωτεΐνες, λιπίδια και υδατάνθρακες μπορούν να ασκήσουν σημαντική αλλαγές στην ανάπτυξη και τη μορφολογία.

Η κορτιζόλη εμπλέκεται στον μεταβολισμό των θρεπτικών ουσιών και των οστών, στην κατανομή ενέργειας, ανοσοαπόκριση, μάθηση και μνήμη αλλά και υδραυλική ρύθμιση στο θαλάσσιο περιβάλλον. Μεταβολές στο περιβάλλον που σχετίζονται με την εμφάνιση καταπονήσεων οδηγούν στην παραγωγή κορτιζόλης και κατά συνέπεια στην μεταβολή του διατροφικού πλάνου ιδιαίτερα κατά την περίοδο των προνυμφών όπου παρουσιάζεται η μεγαλύτερη ευαισθησία ως προς την τροποποίηση των νευροενδοκρινικών αξόνων για την προσαρμοστικότητα της ανάπτυξης των ψαριών. Τέτοιες τροποποιήσεις που σχετίζονται άμεσα ή έμμεσα με διατροφικούς παράγοντες

μπορεί να επηρεάσουν άμεσα λειτουργίες όπως οι σκελετικές, μυϊκές και αναπνευστικές λειτουργίες αλλά και οι αναπαραγωγική ικανότητα των προνυμφών και μετέπειτα ψαριών.

➤ Επίδραση στην σκελετική δομή και ανατομία

Η σκελετική δομή αποτελείται από οστά και χόνδρους και υποστηρίζει τη δομική ακεραιότητα του σώματος, επιτρέποντας την κίνηση και την ανάπτυξη.

Η σκελετική ανάπτυξη των οστών ψαριών ακολουθεί το μοτίβο ανάπτυξης των σπονδυλωτών. Αυτή η διαδικασία συνδέεται εσωτερικά με τη μορφογένεση, η οποία συνεπάγεται μια ακριβή χωρική και χρονική έκφραση ορισμένων συγκεκριμένων γονιδίων, όπως γονίδια Hox (ένα υποσύνολο γονιδίων homeobox) που είναι σημαντικά για την διαμόρφωση της δομής του σώματος. Τα γονίδια αυτά εμπλέκονται και στην μορφογένεση και είναι ιδιαίτερα ευαίσθητα στις διατροφικές μεταβολές ιδιαίτερα αυτές κατά την διάρκεια του σταδίου των προνυμφών. Όμως, η ίδια δίαιτα θα μπορούσε να έχει διαφορετική επίδραση στη μορφογένεση, εάν δοθεί σε προνύμφες στο διαφορετικές οντογενετικές περιόδους.

Ανεπαρκή διατροφικά επίπεδα βιταμίνης Α κατά τη διάρκεια της πρώιμης ζωής μπορεί προκαλούν σημαντικές τροποποιήσεις στις σκελετικές δομές. Για παράδειγμα οι προνύμφες του ψαριού της πράσινης χωματίδας (*Paralichthys olivaceus*) που τρέφονται με Artemia, η οποία περιέχει υψηλές συγκεντρώσεις βιταμίνης Α, σε διαφορετικά αναπτυξιακά στάδια εμφάνισαν σπονδυλικές παραμορφώσεις όταν εκτίθενται σε αυτές τις υψηλές δόσεις βιταμίνης Α κατά τη διάρκεια 25-27 dph (Dedietal., 1997). Μετά την περίοδο αυτή η έκθεση των προνυμφών σε υψηλά επίπεδα βιταμίνης Α δεν προκάλεσαν δυσπλασίες.

Ομοίως, οι Villeneuve et al. (2006) έχουν δείξει ότι η ανεπαρκής βιταμίνη Α ή τα υψηλά επίπεδα HUFA στις δίαιτες έδειξαν πως επηρέασαν έντονα την μορφογένεση των προνυμφών λαβρακιού όταν δόθηκαν νωρίτερα από τις 18 dph.

Υψηλά επίπεδα διατροφικής βιταμίνης Α καθυστερούν την ανάπτυξη και προκαλούν αύξηση του ρετινοειδούς υποδοχέα 9 του ρετινοϊκού οξέος (R9R-a) και την μορφογενετικής πρωτεΐνης οστών (BMP-4) που είναι πιθανώς υπεύθυνη για την μείωση του αριθμού σπονδύλων και για την εμφάνιση υψηλότερων ποσοστών παραμορφώσεων στην κρανιακή χώρα. Οι Mazurais et al., (2009) έδειξαν πως το

βέλτιστο επίπεδο ρετινόλης για μία αρμονική οντογένεση είναι απαραίτητο καθώς χαμηλή πρόσληψη βιταμίνης Α όπως και υψηλότερη πρόσληψη οδηγούν σε μειωμένη ανάπτυξη και εμφάνιση προβλημάτων δυσπλασιών.

➤ **Επίδραση στον μεταβολισμό**

Ποσοστά μεγαλύτερα από 20-30% σε υδατάνθρακες προκαλούν παρατεταμένη μεταγευματική γλυκαιμία επηρεάζοντας αρνητικά την ανάπτυξη σε πέστροφες (Moon, 2001).

Οι γενικοί μηχανισμοί για την πέψη των υδατανθράκων, απορρόφηση και μεταβολισμός της γλυκόζης σε σαρκοφάγα ψάρια δεν διαφέρουν από εκείνους των φυτοφάγων ή παμφάγων ψαριών όμως τα ένζυμα που εμπλέκονται στο μεταβολισμό των υδατανθράκων φαίνεται να εκφράζονται λιγότερο στα σαρκοφάγα είδη (Hemreetal., 2002). Ωστόσο σε ορισμένα είδη όπως τα σαλμονίδια τα πεπτικά ένζυμα μπορούν να ανταποκρίνονται στα επίπεδα αμύλου στην διατροφή τους.

Υψηλά επίπεδα αμυλάσης και μαλτάσης εκφράζονται κατά την διάρκεια του σταδίου των προνυμφών σε παμφάγα είδη ψαριών. Αυτή η προσαρμογή δεν επιτρέπει σε νεαρά σαρκοφάγα ψάρια και στις προνύμφες τους να αξιοποιούν τα επίπεδα υδατανθράκων καθώς η υψηλά επίπεδα γλυκόζης δεν προκαλούν αναδρομική καταστολή γλυκονενογόνων ενζύμων, φαινόμενο που παρατηρείται συνήθως σε παμφάγα ψάρια και μη διαβητικά άτομα (Panseratetal., 2002).

Ολιγοήμερη υπεργλυκαιδική διατροφή που εφαρμόστηκε στην πρώιμη ζωή μετά την εκκόλαψη της πέστροφας προκάλεσε μια διαρκώς θετική επίδραση στη χρήση υδατανθράκων από τον πεπτικό σωλήνα τους πράγμα που εκφράστηκε με υψηλότερα επίπεδα αμυλάσης και μαλτάσης.

Υπάρχει μία αξιοσημείωτη διακύμανση μεταξύ των ειδών ιχθυοκαλλιέργειας και της ικανότητάς τους να συνθέτουν HUFA. Αυτά τα λιπαρά οξέα (με περισσότερους από 18 άνθρακες) παίζουν βασικούς ρόλους στο μεταβολισμό σε όλα τα ζώα : τα HUFAσχετίζονται με τις βιοφυσικές ιδιότητες των κυτταρικών μεμβρανών και είναι πρόδρομοι πολλών βιοενεργών μορίων συμπεριλαμβανόμενων των προσταγλανδινών. Τα είδη γλυκού νερού και οι σαλμονίδες μπορούν να συνθέσουν EPA και DHA με επιμήκυνση και αποκορεσμό λιπαρών οξέων από σύντομα λιπαρά

οξέα n-3, αλλά αυτή η οδός δεν είναι λειτουργική στα θαλάσσια ψάρια (Geay et al. 2010).

Είναι όμως απαραίτητο να λαμβάνονται HUFA από τις ζωοτροφές ώστε να μπορέσουν να επιβιώσουν τα ψάρια διατηρώντας επίσης υψηλά επίπεδα HUFA ενώ παράλληλα να αυξηθεί και προστιθέμενη αξία των ψαριών καθώς τα HUFA είναι ιδιαίτερα σημαντικά για την ανθρώπινη υγεία.

Έτσι είναι δυνατόν να επηρεαστεί ο μεταβολισμός των ψαριών με διατροφική ρύθμιση κατά την διάρκεια του σταδίου των προνυμφών. Ωστόσο αυτό δεν θα είχε σημαντική επίδραση στην σύνθεση λιπιδίων καθώς και στην νεανική ανάπτυξη. Έτσι λοιπόν η διαδικασία προγραμματισμού του μεταβολισμού μέσω της διαμόρφωσης της θερμοκρασίας περιβάλλοντος αποτελεί μία ιδιαίτερα σημαντική και πολλά υποσχόμενη πρακτική για τις προνύμφες ψαριών και για την βελτίωση του μεταβολισμού των πλέον ανεπτυγμένων ψαριών.

➤ **Επίδραση στην καρδιαγγειακή λειτουργία**

Η καρδιαγγειακή λειτουργία μπορεί να επηρεαστεί τόσο από γενετικού όσο και από επιγενετικούς παράγοντες κατά το στάδιο των προνυμφών.

Οι Schwerte et al., (2005) έχουν δείξει πως οι επιπτώσεις που προκαλούνται από μητρικές και / ή γενετικές επιδράσεις μπορεί να επηρεάσουν κάποιες αναπτυξιακές παραμέτρους όπως η συγκέντρωση των αιμοσφαιρίων και καρδιακή απόδοση.

➤ **Επίδραση στην αναπαραγωγή**

Η επίδραση της διατροφής των προνυμφών στην αναπαραγωγική απόδοση έχει αναγνωριστεί εδώ και αρκετό καιρό και η γνώση που έχει αποκτηθεί έχει εφαρμοστεί για την βελτιστοποίηση της παραγωγής εγχώριων ειδών.

Η αναπαραγωγή των ζώων μπορεί να επηρεαστεί από διάφορους παράγοντες που δρουν σε διαφορετικά στάδια ανάπτυξης, τα οποία μεσολαβούνται από αλλαγές στον άξονα HPG (Davies & Norman 2002). Οι γοναδοτροπίνες αποτελούν μια σημαντική ομάδα υπόφυσης ρυθμιστικές ορμόνες που περιλαμβάνουν ωχρινοποιητική ορμόνη (LH) και ορμόνη διέγερσης ωοθυλακίων (FSH). Η έκκριση των ορμονών γοναδοτροπίνης ελέγχεται από το GnRH.

Οι επιπτώσεις της διατροφής στην υγεία και ανάπτυξη των προνυμφών δεν είναι ιδιαίτερα μελετημένη σε σύγκριση με άλλους παράγοντες όμως εντοπίζεται μία σημαντική συσχέτιση.

Σε πρώιμα στάδια ανάπτυξης των ψαριών (όπως το στάδιο των προνυμφών) υποσιτισμός και κακή διατροφή μπορεί να οδηγήσει σε σημαντική διαταραχή της διαδικασίας διαφοροποίησης των ιστών και ενδοκρινικών διαταραχών. Έτσι οποιαδήποτε μεταβολή της διατροφής ή υποσιτισμός οδηγεί στην διαφοροποίηση των ενζυμικών συστημάτων και πιθανώς να επηρεάζει την επακόλουθη λειτουργία των οργάνων (Rhidha, 2014).

Συμπεράσματα

Η ιχθυοκαλλιέργεια αποτελεί στην Ελλάδα έναν από τους σημαντικότερους και δυναμικότερους τομείς της χώρας κατατάσσοντάς την στις 3 πρώτες χώρες εκτροφής ψαριών και διοχέτευσής τους στις αγορές του κόσμου. Στην περιοχή της Μεσογείου από την αρχαιότητα η ιχθυοκαλλιέργεια αποτελούσε έναν δυναμικό τομέα της αγροτικής παραγωγής όμως μόλις το 1980 στην Ελλάδα πραγματοποιήθηκαν

σημαντικές επενδύσεις που οδήγησαν στην δημιουργία σύγχρονων μονάδων εκτροφής ψαριών.

Παρόλο που στα ελληνικά υδάτινα περιβάλλοντα εντοπίζεται μία τεράστια ποικιλία ψαριών ελάχιστα μπορούν να εκτραφούν στις συνθήκες ιχθυοκαλλιέργειας με τα κυριότερα να είναι η τσιπούρα (*Sparus aurata*) και το λαβράκι (*Dicentrarchus labrax*) και σε μικρότερο βαθμό άλλα είδη ψαριών.

Η εκτροφή ψαριών όμως αποτελεί μία διαδικασία που θα πρέπει να γίνει με προσοχή καθώς μπορεί να έχει σημαντικές επιδράσεις στο περιβάλλον. Η ιχθυοκαλλιέργεια αποτελεί ένα είδος εκτροφής που πραγματοποιούνται αρκετές εισροές όπως ιχθυοτροφές, ιχθύδια, αντιβιοτικά κ.α. Όλα αυτά εισέρχονται στο υδάτινο περιβάλλον πριν εισέλθουν στον οργανισμό των ψαριών με αποτέλεσμα να το επηρεάζουν. Παράλληλα σε αρκετές περιπτώσεις εκτρέφονται είδη ψαριών που δεν εντοπίζονται ελεύθερα στο υδάτινο περιβάλλον που εκτρέφονται ή προστίθενται ορισμένα είδη ψαριών, τα οποία καταναλώνονται από τα εκτρεφόμενα ψάρια, τα οποία είναι ξένα ως προς το περιβάλλον στο οποίο εκτρέφονται. Αυτό έχει σαν αποτέλεσμα να απελευθερώνονται στο περιβάλλον των υδατοκαλλιεργειών είδη ψαριών τα οποία διαταράσσουν την τροφική αλυσίδα της περιοχής αλλοιώνοντας παράλληλα την φυσική πανίδα και χλωρίδα.

Ένα ακόμα πρόβλημα που οφείλεται στις ιχθυοκαλλιέργειες είναι η επιβάρυνση του υδάτινου περιβάλλοντος με ασθένειες και επιβλαβείς ουσίες που χρησιμοποιούνται στις ιχθυοκαλλιέργειες. Ορισμένες ασθένειες των ψαριών μπορούν να μεταδοθούν στο υδάτινο περιβάλλον που εντοπίζονται οι ιχθυοκαλλιέργειες με σημαντικές δυσμενείς επιπτώσεις όπως η μείωση του πληθυσμού ειδών που δεν είναι ανθεκτικά στις ασθένειες διαταράσσοντας το υδάτινο οικοσύστημα.

Παράλληλα το εξωτερικό περιβάλλον επηρεάζει και την ανάπτυξη των ψαριών στις ιχθυοκαλλιέργειες. Οι προνύμφες ψαριών μαζί με τα έμβρυα αποτελούν το στάδιο ζωής των ψαριών όπου είναι πιο ευάλωτο στις περιβαλλοντικές μεταβολές. Οι περιβαλλοντικές παράμετροι που επιδρούν στις προνύμφες ψαριών ιχθυοκαλλιέργειες διακρίνονται σε φυσικές και βιολογικές παραμέτρους.

Οι φυσικές παράμετροι που επιδρούν στις προνύμφες ψαριών είναι η θερμοκρασία νερού, αλατότητα, αιωρούμενα σωματίδια καθώς και χημικές παράμετροι ενώ στις βιολογικές παραμέτρους περιλαμβάνονται οι διατροφικοί παράγοντες. Από τις

παραμέτρους αυτές οι σημαντικότερες είναι η θερμοκρασία καθώς και η διατροφή των ψαριών ενώ στη συνέχεια εντοπίζονται όλοι οι υπόλοιποι παράμετροι.

Όλοι αυτοί οι παράμετροι επηρεάζουν τις προνύμφες σε επίπεδο φαινότυπου όμως αυτό μπορεί να οδηγήσει σε μόνιμες μεταβολές που επηρεάζουν τα χαρακτηριστικά των ενήλικων ψαριών και μεταβιβάζονται στους απογόνους τους στα πλαίσια της προσαρμογής των προνυμφών στις μεταβολές των περιβαλλοντικών συνθηκών.

Έτσι λοιπόν στα πλαίσια της συνεχούς ανάπτυξης και προσαρμογής των ειδών τα διάφορα εκτρεφόμενα ψάρια, και συγκεκριμένα οι προνύμφες ψαριών, αλληλοεπιδρούν με μία σειρά από παράγοντες οι οποίοι οδηγούν σε μεταβολές σε γονιδιακό επίπεδο στις προνύμφες οι οποίες μπορούν να επηρεάσουν τόσο τα ίδια τα ψάρια (είτε στη μορφή των προνυμφών είτε στην ενήλικη μορφή τους) οδηγώντας σε μεταβολές στα χαρακτηριστικά τους, μερικές εκ των οποίων δεν είναι επιθυμητές. Με αυτό τον τρόπο η συνεχής μελέτη των παραγόντων και του τρόπου που επηρεάζουν τις προνύμφες των ψαριών καθώς και με τον έλεγχό τους ώστε να μην οδηγήσουν σε σημαντικές μεταβολές.

Βιβλιογραφία

Alami-Durante, H., Rouel, M. and Kentouri, M., 2006. New insights into temperature-induced white muscle growth plasticity during *Dicentrarchus labrax* early life: a developmental and allometric study. *Marine Biology*, 149(6), pp.1551-1565.

Albokhadaim, I., Hammond, C.L., Ashton, C., Simbi, B.H., Bayol, S., Farrington, S. and Stickland, N., 2007. Larval programming of post-hatch muscle growth and

activity in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Journal of Experimental Biology*, 210(10), pp.1735-1741.

Angelopoulou, R., Lavranos, G. and Manolakou, P., 2012. Sex determination strategies in 2012: towards a common regulatory model?. *Reproductive Biology and Endocrinology*, 10(1), pp.1-11.

Antonello, J., Massault, C., Franch, R., Haley, C., Pellizzari, C., Bovo, G., Patarnello, T., de Koning, D.J. and Bargelloni, L., 2009. Estimates of heritability and genetic correlation for body length and resistance to fish pasteurellosis in the gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.). *Aquaculture*, 298(1-2), pp.29-35.

Ayala, M.D., López-Albors, O., Gil, F., Latorre, R., Vazquez, J.M., García-Alcázar, A., Abellán, E., Ramírez, G. and Moreno, F., 2000. Temperature effect on muscle growth of the axial musculature of the sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.). *Anatomia, histologia, embryologia*, 29(4), pp.235-242.

Basaran, A.K., Aksu, M. and Egemen, O., 2010. Impacts of the fish farms on the water column nutrient concentrations and accumulation of heavy metals in the sediments in the eastern Aegean Sea (Turkey). *Environmental Monitoring and Assessment*, 162(1-4), pp.439-451.

Bateson, P., Gluckman, P. and Hanson, M., 2014. The biology of developmental plasticity and the Predictive Adaptive Response hypothesis. *The Journal of physiology*, 592(11), pp.2357-2368.

Bengtsson, B.E., 1974. Vertebral damage to minnows *Phoxinus phoxinus* exposed to zinc. *Oikos*, pp.134-139.

Bertotto, D., Poltronieri, C., Negrato, E., Richard, J., Pascoli, F., Simontacchi, C. and Radaelli, G., 2011. Whole body cortisol and expression of HSP70, IGF-I and MSTN in early development of sea bass subjected to heat shock. *General and Comparative Endocrinology*, 174(1), pp.44-50.

Bœuf, G. and Payan, P., 2001. How should salinity influence fish growth?. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Toxicology & Pharmacology*, 130(4), pp.411-423.

Bodinier, C., Sucré, E., Lecurieux-Belfond, L., Blondeau-Bidet, E. and Charmantier, G., 2010. Ontogeny of osmoregulation and salinity tolerance in the gilthead sea bream *Sparus aurata*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 157(3), pp.220-228.

Boglione, C., Gisbert, E., Gavaia, P., E. Witten, P., Moren, M., Fontagné, S. and Koumoundouros, G., 2013. Skeletal anomalies in reared European fish larvae and juveniles. Part 2: main typologies, occurrences and causative factors. *Reviews in Aquaculture*, 5, pp.S121-S167.

Burel, C., Boujard, T., Escaffre, A.M., Kaushik, S.J., Boeuf, G., Mol, K.A., Van der Geyten, S. and KuÈhn, E.R., 2000. Dietary low-glucosinolate rapeseed meal affects thyroid status and nutrient utilization in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *British Journal of Nutrition*, 83(6), pp.653-664.

- Burggren, W.W. and Reyna, K.S., 2011. Developmental trajectories, critical windows and phenotypic alteration during cardio-respiratory development. *Respiratory physiology & neurobiology*, 178(1), pp.13-21.
- Cadiz, L., Servili, A., Quazuguel, P., Madec, L., Zambonino-Infante, J.L. and Mazurais, D., 2017. Early exposure to chronic hypoxia induces short-and long-term regulation of hemoglobin gene expression in European sea bass (*Dicentrarchus labrax*). *Journal of Experimental Biology*, 220(17), pp.3119-3126.
- Cadiz, L., Ernande, B., Quazuguel, P., Servili, A., Zambonino-Infante, J.L. and Mazurais, D., 2018. Moderate hypoxia but not warming conditions at larval stage induces adverse carry-over effects on hypoxia tolerance of European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) juveniles. *Marine environmental research*, 138, pp.28-35.
- Cara, J.B., Aluru, N., Moyano, F.J. and Vijayan, M.M., 2005. Food-deprivation induces HSP70 and HSP90 protein expression in larval gilthead sea bream and rainbow trout. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 142(4), pp.426-431.
- Capone, D.G., Weston, D.P., Miller, V. and Shoemaker, C., 1996. Antibacterial residues in marine sediments and invertebrates following chemotherapy in aquaculture. *Aquaculture*, 145(1-4), pp.55-75.
- Chapman, J.M., Proulx, C.L., Veilleux, M.A., Levert, C., Bliss, S., Andre, M.E., Lapointe, N.W. and Cooke, S.J., 2014. Clear as mud: a meta-analysis on the effects of sedimentation on freshwater fish and the effectiveness of sediment-control measures. *Water research*, 56, pp.190-202.
- Chaurasia, S.S., Gupta, P., Kar, A. and Maiti, P.K., 1996. Lead induced thyroid dysfunction and lipid peroxidation in the fish *Clarias batrachus* with special reference to hepatic type I-5'-monodeiodinase activity. *Bulletin of environmental contamination and toxicology*, 56(4), pp.649-654.
- Davies, M.J. and Norman, R.J., 2002. Programming and reproductive functioning. *Trends in Endocrinology & Metabolism*, 13(9), pp.386-392.
- Dedi, J., Takeuchi, T., Seikai, T., Watanabe, T. and Hosoya, K., 1997. Hypervitaminosis A during vertebral morphogenesis in larval Japanese flounder. *Fisheries science*, 63(3), pp.466-473.
- Donelson, J.M., Munday, P.L., McCormick, M.I. and Pitcher, C.R., 2012. Rapid transgenerational acclimation of a tropical reef fish to climate change. *Nature Climate Change*, 2(1), pp.30-32.
- Chou, C.L., Haya, K., Paon, L.A., Burrige, L. and Moffatt, J.D., 2002. Aquaculture-related trace metals in sediments and lobsters and relevance to environmental monitoring program ratings for near-field effects. *Marine Pollution Bulletin*, 44(11), pp.1259-1268.
- Dempster, T., Sanchez-Jerez, P., Bayle-Sempere, J. and Kingsford, M., 2004. Extensive aggregations of wild fish at coastal sea-cage fish farms. *Hydrobiologia*, 525(1-3), pp.245-248.

- Diamant, A., Banet, A., Ucko, M., Colorni, A., Knibb, W. and Kvitt, H., 2000. Mycobacteriosis in wild rabbitfish *Siganus rivulatus* associated with cage farming in the Gulf of Eilat, Red Sea. *Diseases of Aquatic Organisms*, 39(3), pp.211-219.
- Diamant, A., Ucko, M., Paperna, I., Colorni, A. and Lipshitz, A., 2005. *Kudoa iwatai* (Myxosporea: Multivalvulida) in wild and cultured fish in the Red Sea: redescription and molecular phylogeny. *Journal of Parasitology*, 91(5), pp.1175-1189.
- Diamant, A., Colorni, A. and Ucko, M., 2007. Parasite and disease transfer between cultured and wild coastal marine fish. In *CIESM Workshop Monograph* (Vol. 32, pp. 49-54).
- Doi, A.M. and Stoskopf, M.K., 2000. The kinetics of oxytetracycline degradation in deionized water under varying temperature, pH, light, substrate, and organic matter. *Journal of Aquatic Animal Health*, 12(3), pp.246-253.
- Dosdat, A., 2001. Environmental impact of aquaculture in the Mediterranean: nutritional and feeding aspects. *Cah Options Mediterr*, 55, pp.23-36.
- Eliason, E.J., Clark, T.D., Hague, M.J., Hanson, L.M., Gallagher, Z.S., Jeffries, K.M., Gale, M.K., Patterson, D.A., Hinch, S.G. and Farrell, A.P., 2011. Differences in thermal tolerance among sockeye salmon populations. *Science*, 332(6025), pp.109-112.
- Fernandez-Jover, D., Faliex, E., Sanchez-Jerez, P., Sasal, P. and Bayle-Sempere, J.T., 2010. Coastal fish farming does not affect the total parasite communities of wild fish in SW Mediterranean. *Aquaculture*, 300(1-4), pp.10-16.
- Fey, D.P., 2001. Differences in temperature conditions and somatic growth rate of larval and early juvenile spring-spawned herring from the Vistula Lagoon, Baltic Sea manifested in the otolith to fish size relationship. *Journal of Fish Biology*, 58(5), pp.1257-1273.
- Funkenstein, B., Tsai, W., Maures, T. and Duan, C., 2002. Ontogeny, tissue distribution, and hormonal regulation of insulin-like growth factor binding protein-2 (IGFBP-2) in a marine fish, *Sparus aurata*. *General and Comparative Endocrinology*, 128(2), pp.112-122.
- Galil, B.S., 2000. A sea under siege—alien species in the Mediterranean. *Biological Invasions*, 2(2), pp.177-186.
- Galil, B.S., 2009. Taking stock: inventory of alien species in the Mediterranean Sea. *Biological Invasions*, 11(2), pp.359-372.
- Geay, F., Culi, E.S.I., Corporeau, C., Boudry, P., Dreano, Y., Corcos, L., Bodin, N., Vandeputte, M., Zambonino-Infante, J.L., Mazurais, D. and Cahu, C.L., 2010. Regulation of FADS2 expression and activity in European sea bass (*Dicentrarchus labrax*, L.) fed a vegetable diet. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 156(4), pp.237-243.
- Georgakopoulou, E., Angelopoulou, A., Kaspiris, P., Divanach, P. and Koumoundouros, G., 2007. Temperature effects on cranial deformities in European sea bass, *Dicentrarchus labrax* (L.). *Journal of Applied Ichthyology*, 23(1), pp.99-103.

Gonzalez, R.J., Wilson, R.W. and Wood, C.M., 2005. Ionoregulation in tropical fishes from ion-poor, acidic blackwaters. *Fish physiology*, 21, pp.397-442.

Golani, Daniel. "First record of the muzzled blenny (Osteichthyes: Blenniidae: Omobranchus punctatus) from the Mediterranean, with remarks on ship-mediated fish introduction." *Marine Biological Association of the United Kingdom. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 84, no. 4 (2004): 851.

Grigorakis, K. and Rigos, G., 2011. Aquaculture effects on environmental and public welfare—the case of Mediterranean mariculture. *Chemosphere*, 85(6), pp.899-919.

Hellou, J., Haya, K., Steller, S. and BurrIDGE, L., 2005. Presence and distribution of PAHs, PCBs and DDE in feed and sediments under salmon aquaculture cages in the Bay of Fundy, New Brunswick, Canada. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 15(4), pp.349-365.

Hemre, G.I., Mommsen, T.P. and Krogdahl, Å., 2002. Carbohydrates in fish nutrition: effects on growth, glucose metabolism and hepatic enzymes. *Aquaculture nutrition*, 8(3), pp.175-194.

Hernández, P.P., Moreno, V., Olivari, F.A. and Allende, M.L., 2006. Sub-lethal concentrations of waterborne copper are toxic to lateral line neuromasts in zebrafish (*Danio rerio*). *Hearing research*, 213(1-2), pp.1-10.

Herzig, A. and Winkler, H., 1986. The influence of temperature on the embryonic development of three cyprinid fishes, *Abramis brama*, *Chalcalburnus chalcoides* mento and *Vimba vimba*. *Journal of Fish Biology*, 28(2), pp.171-181.

Holmer, M., Argyrou, M., Dalsgaard, T., Danovaro, R., Diaz-Almela, E., Duarte, C.M., Frederiksen, M., Grau, A., Karakassis, I., Marbà, N. and Mirto, S., 2008. Effects of fish farm waste on *Posidonia oceanica* meadows: synthesis and provision of monitoring and management tools. *Marine Pollution Bulletin*, 56(9), pp.1618-1629.

Imsland, A.K., Koedijk, R., Stefansson, S.O., Foss, A., Hjörleifsdóttir, S., Hreggvidsson, G.Ó., Otterlei, E. and Folkvord, A., 2011. A retrospective approach to fractionize variation in body mass of Atlantic cod *Gadus morhua*. *Journal of fish biology*, 78(1), pp.251-264.

Ibarz, A., Beltrán, M., Fernández-Borràs, J., Gallardo, M.A., Sánchez, J. and Blasco, J., 2007. Alterations in lipid metabolism and use of energy depots of gilthead sea bream (*Sparus aurata*) at low temperatures. *Aquaculture*, 262(2-4), pp.470-480.

Jezierska, B., Sarnowski, P., Witeska, M. and Ługowska, K., 2009. Disturbances of early development of fish caused by heavy metals (a review). *Electron. J. Ichthyol*, 2, pp.76-96.

Johnston, I.A., 2006. Environment and plasticity of myogenesis in teleost fish. *Journal of Experimental Biology*, 209(12), pp.2249-2264.

Johnson, A., Carew, E. and Sloman, K.A., 2007. The effects of copper on the morphological and functional development of zebrafish embryos. *Aquatic Toxicology*, 84(4), pp.431-438.

- Johnston, E.F., Alderman, S.L. and Gillis, T.E., 2013. Chronic hypoxia exposure of trout embryos alters swimming performance and cardiac gene expression in larvae. *Physiological and Biochemical Zoology*, 86(5), pp.567-575.
- Jonz, M.G., Buck, L.T., Perry, S.F., Schwerte, T. and Zacccone, G., 2016. Sensing and surviving hypoxia in vertebrates. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1365(1), pp.43-58.
- Kennedy, C.J., 2011. TOXICOLOGY| The Toxicology of Metals in Fishes.
- Klaren, P.H., Wunderink, Y.S., Yufera, M., Mancera, J.M. and Flik, G., 2008. The thyroid gland and thyroid hormones in Senegalese sole (*Solea senegalensis*) during early development and metamorphosis. *General and Comparative Endocrinology*, 155(3), pp.686-694.
- Kronnie GT 2000. Axial muscle development in fish. *Basic and Applied Myology* 10: 261–267.
- Li, Z.H., Li, P. and Randak, T., 2011. Evaluating the toxicity of environmental concentrations of waterborne chromium (VI) to a model teleost, *Oncorhynchus mykiss*: a comparative study of in vivo and in vitro. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Toxicology & Pharmacology*, 153(4), pp.402-407.
- Lupatsch, I. and Kissil, G.W., 1998. Predicting aquaculture waste from gilthead seabream (*Sparus aurata*) culture using a nutritional approach. *Aquatic Living Resources*, 11(4), pp.265-268.
- Mehner, T., Hülsmann, S., Worischka, S., Plewa, M. and Benndorf, J., 1998. Is the midsummer decline of *Daphnia* really induced by age-0 fish predation? Comparison of fish consumption and *M. Daphnia* mortality and life history parameters in a biomanipulated reservoir. *Journal of Plankton Research*, 20(9), pp.1797-1811.
- Miggiano, E., De Innocentiis, S., Ungaro, A., Sola, L. and Crosetti, D., 2005. AFLP and microsatellites as genetic tags to identify cultured gilthead seabream escapees: data from a simulated floating cage breaking event. *Aquaculture International*, 13(1-2), p.137.
- MILLIGAN, C.L. and WOOD, C.M., 1982. Disturbances in haematology, fluid volume distribution and circulatory function associated with low environmental pH in the rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *Journal of Experimental Biology*, 99(1), pp.397-415.
- Mladineo, I. and Maršić-Lučić, J., 2007. Host switch of *Lamellodiscus elegans* (Monogenea: Monopisthocotylea) and *Sparicotyle chrysophrii* (Monogenea: Polyopisthocotylea) between cage-reared sparids. *Veterinary research communications*, 31(2), p.153.
- Mladineo, I., Šegvić, T. and Grubišić, L., 2009. Molecular evidence for the lack of transmission of the monogenean *Sparicotyle chrysophrii* (Monogenea, Polyopisthocotylea) and isopod *Ceratothoa oestroides* (Crustacea, Cymothoidae) between wild bogue (*Boops boops*) and cage-reared sea bream (*Sparus aurata*) and sea bass (*Dicentrarchus labrax*). *Aquaculture*, 295(3-4), pp.160-167.

- Monteiro, S.M., dos Santos, N.M., Calejo, M., Fontainhas-Fernandes, A. and Sousa, M., 2009. Copper toxicity in gills of the teleost fish, *Oreochromis niloticus*: effects in apoptosis induction and cell proliferation. *Aquatic toxicology*, 94(3), pp.219-228.
- Monteiro, V., Cavalcante, D.G.S.M., Viléla, M.B.F.A., Sofia, S.H. and Martinez, C.B.R., 2011. In vivo and in vitro exposures for the evaluation of the genotoxic effects of lead on the Neotropical freshwater fish *Prochilodus lineatus*. *Aquatic toxicology*, 104(3-4), pp.291-298.
- Moon, T.W., 2001. Glucose intolerance in teleost fish: fact or fiction?. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 129(2-3), pp.243-249.
- Moran, D., Gara, B. and Wells, R.M., 2007. Energetics and metabolism of yellowtail kingfish (*Seriola lalandi* Valenciennes 1833) during embryogenesis. *Aquaculture*, 265(1-4), pp.359-369.
- Moren, M., Opstad, I., Van der Meeren, T. and Hamre, K., 2006. Iodine enrichment of *Artemia* and enhanced levels of iodine in Atlantic halibut larvae (*Hippoglossus hippoglossus* L.) fed the enriched *Artemia*. *Aquaculture Nutrition*, 12(2), pp.97-102.
- Morris, T.C., Samocha, T.M., Davis, D.A. and Fox, J.M., 2011. Cholesterol supplements for *Litopenaeus vannamei* reared on plant based diets in the presence of natural productivity. *Aquaculture*, 314(1-4), pp.140-144.
- Muramoto, S., 1981. Vertebral column damage and decrease of calcium concentration in fish exposed experimentally to cadmium. *Environmental Pollution Series A, Ecological and Biological*, 24(2), pp.125-133.
- Nettle, D. and Bateson, M., 2015. Adaptive developmental plasticity: what is it, how can we recognize it and when can it evolve?. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1812), p.20151005.
- Niyogi, S. and Wood, C.M., 2006. Interaction between dietary calcium supplementation and chronic waterborne zinc exposure in juvenile rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Toxicology & Pharmacology*, 143(1), pp.94-102.
- Osman, A.G., Wuertz, S., Mekawy, I.A., Exner, H.J. and Kirschbaum, F., 2007. Lead induced malformations in embryos of the African catfish *Clarias gariepinus* (Burchell, 1822). *Environmental Toxicology: An International Journal*, 22(4), pp.375-389.
- Panserat, S., Plagnes-Juan, E. and Kaushik, S., 2002. Gluconeogenic enzyme gene expression is decreased by dietary carbohydrates in common carp (*Cyprinus carpio*) and gilthead seabream (*Sparus aurata*). *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Gene Structure and Expression*, 1579(1), pp.35-42.
- Papapanagiotou, E.P., Trilles, J.P. and Photis, G., 1999. First record of *Emetha audouini*, a cymothoid isopod parasite, from cultured sea bass *Dicentrarchus labrax* in Greece. *Diseases of Aquatic Organisms*, 38(3), pp.235-237.
- Pelster, B., Sanger, A.M., Siegele, M. and Schwerte, T., 2003. Influence of swim training on cardiac activity, tissue capillarization, and mitochondrial density in muscle

tissue of zebrafish larvae. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 285(2), pp.R339-R347.

Pickering, Q.H. and Gast, M.H., 1972. Acute and chronic toxicity of cadmium to the fathead minnow (*Pimephales promelas*). *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 29(8), pp.1099-1106.

Ribeiro, A.R.A., Ribeiro, L., Sæle, Ø., Hamre, K., Dinis, M.T. and Moren, M., 2011. Iodine-enriched rotifers and *Artemia* prevent goitre in Senegalese sole (*Solea senegalensis*) larvae reared in a recirculation system. *Aquaculture Nutrition*, 17(3), pp.248-257.

Ridha, M.T., 2014. Preliminary observations on growth and survival of *Oreochromis spilurus* x GIFT *Oreochromis niloticus* F1 reciprocal hybrids in fresh and seawater. *Aquaculture Research*, 45(3), pp.528-536.

Rigos, G., Nengas, I., Alexis, M. and Troisi, G.M., 2004. Potential drug (oxytetracycline and oxolinic acid) pollution from Mediterranean sparid fish farms. *Aquatic Toxicology*, 69(3), pp.281-288.

Rigos, G. and Troisi, G.M., 2005. Antibacterial agents in Mediterranean finfish farming: a synopsis of drug pharmacokinetics in important euryhaline fish species and possible environmental implications. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 15(1-2), pp.53-73.

Rigos, G. and Katharios, P., 2010. Pathological obstacles of newly-introduced fish species in Mediterranean mariculture: a review. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 20(1), pp.47-70.

Robertson, C.E., Wright, P.A., Köblitz, L. and Bernier, N.J., 2014. Hypoxia-inducible factor-1 mediates adaptive developmental plasticity of hypoxia tolerance in zebrafish, *Danio rerio*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1786), p.20140637.

Rossi, A.R., Perrone, E. and Sola, L., 2006. Genetic structure of gilthead seabream, *Sparus aurata*, in the Central Mediterranean Sea. *Central European Journal of Biology*, 1(4), pp.636-647.

Rossi, A.R., Miggiano, M., Franchini, P., Perrone, E., Crosetti, D. and Sola, L., 2009. Genetic comparison of temporal replicates of gilthead sea bream (*Sparus aurata*) from two Tyrrhenian coastal lagoons characterized by different management. *Journal of Applied Ichthyology*, 25(5), pp.603-605.

Sassi, A., Annabi, A., Kessabi, K., Kerkeni, A., Saïd, K. and Messaoudi, I., 2010. Influence of high temperature on cadmium-induced skeletal deformities in juvenile mosquitofish (*Gambusia affinis*). *Fish physiology and biochemistry*, 36(3), pp.403-409.

Salinas, S. and Munch, S.B., 2012. Thermal legacies: transgenerational effects of temperature on growth in a vertebrate. *Ecology letters*, 15(2), pp.159-163.

Schwerte, T., Voigt, S. and Pelster, B., 2005. Epigenetic variations in early cardiovascular performance and hematopoiesis can be explained by maternal and

clutch effects in developing zebrafish (*Danio rerio*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 141(2), pp.200-209.

Sfakianakis, D.G., Koumoundouros, G., Divanach, P. and Kentouri, M., 2004. Osteological development of the vertebral column and of the fins in *Pagellus erythrinus* (L. 1758). Temperature effect on the developmental plasticity and morpho-anatomical abnormalities. *Aquaculture*, 232(1-4), pp.407-424.

Stoner, A.W., Ottmar, M.L. and Copeman, L.A., 2010. Temperature effects on the molting, growth, and lipid composition of newly-settled red king crab. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 393(1-2), pp.138-147.

Susanto, G.N. and Charmantier, G., 2001. Crayfish freshwater adaptation starts in eggs: ontogeny of osmoregulation in embryos of *Astacus leptodactylus*. *Journal of experimental Zoology*, 289(7), pp.433-440.

Tandler, A., Anav, F.A. and Choshniak, I., 1995. The effect of salinity on growth rate, survival and swimbladder inflation in gilthead seabream, *Sparus aurata*, larvae. *Aquaculture*, 135(4), pp.343-353.

Tsiamis, K., Panayotidis, P. and Zenetos, A., 2008. Alien marine macrophytes in Greece: a review. *Botanica marina*, 51(4), pp.237-246.

Uchida, D., Yamashita, M., Kitano, T. and Iguchi, T., 2004. An aromatase inhibitor or high water temperature induce oocyte apoptosis and depletion of P450 aromatase activity in the gonads of genetic female zebrafish during sex-reversal. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 137(1), pp.11-20.

Vaquer-Sunyer, R. and Duarte, C.M., 2008. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA.

Valente, L.M., Moutou, K.A., Conceicao, L.E., Engrola, S., Fernandes, J.M. and Johnston, I.A., 2013. What determines growth potential and juvenile quality of farmed fish species?. *Reviews in Aquaculture*, 5, pp.S168-S193.

Villeneuve, L.A., Gisbert, E., Moriceau, J., Cahu, C.L. and Infante, J.L.Z., 2006. Intake of high levels of vitamin A and polyunsaturated fatty acids during different developmental periods modifies the expression of morphogenesis genes in European sea bass (*Dicentrarchus labrax*). *British Journal of Nutrition*, 95(4), pp.677-687.

Ward, R.D., 2006. The importance of identifying spatial population structure in restocking and stock enhancement programmes. *Fisheries Research*, 80(1), pp.9-18.

Witeska, M. and Jezierska, B., 2003. The effects of environmental factors on metal toxicity to fish(review). *Fresenius Environmental Bulletin*, 12(8), pp.824-829.

Wong, T.T., Gothilf, Y., Zmora, N., Kight, K.E., Meiri, I., Elizur, A. and Zohar, Y., 2004. Developmental expression of three forms of gonadotropin-releasing hormone and ontogeny of the hypothalamic-pituitary-gonadal axis in gilthead seabream (*Sparus aurata*). *Biology of reproduction*, 71(3), pp.1026-1035.

- Yamashita, M., Hirayoshi, K. and Nagata, K., 2004. Characterization of multiple members of the HSP70 family in platyfish culture cells: molecular evolution of stress protein HSP70 in vertebrates. *Gene*, 336(2), pp.207-218.
- Youngson, A.F., 2001. Genetic interactions between marine finfish species in European aquaculture and wild conspecifics. *J. Appl. Ichthyol.*, 17, pp.153-162.
- Wood, A.T., Clark, T.D., Andrewartha, S.J., Elliott, N.G. and Frappell, P.B., 2017. Developmental hypoxia has negligible effects on long-term hypoxia tolerance and aerobic metabolism of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Physiological and Biochemical Zoology*, 90(4), pp.494-501.
- Wu, R.S.S., 1995. The environmental impact of marine fish culture: towards a sustainable future. *Marine pollution bulletin*, 31(4-12), pp.159-166.
- Wu, M., Xu, H., Shen, Y., Qiu, W. and Yang, M., 2011. Oxidative stress in zebrafish embryos induced by short-term exposure to bisphenol A, nonylphenol, and their mixture. *Environmental toxicology and chemistry*, 30(10), pp.2335-2341.
- Yamamoto, F.Y., Garcia, J.R.E., Kupsco, A. and Ribeiro, C.O., 2017. Vitellogenin levels and others biomarkers show evidences of endocrine disruption in fish species from Iguaçu River-Southern Brazil. *Chemosphere*, 186, pp.88-99.
- Zambonino-Infante, J.L., Mazurais, D., Dubuc, A., Quéau, P., Vanderplancke, G., Servili, A., Cahu, C., Le Bayon, N., Huelvan, C. and Claireaux, G., 2017. An early life hypoxia event has a long-term impact on protein digestion and growth in juvenile European sea bass. *Journal of Experimental Biology*, 220(10), pp.1846-1851.
- Zhang, H., Cao, H., Meng, Y., Jin, G. and Zhu, M., 2012. The toxicity of cadmium (Cd²⁺) towards embryos and pro-larva of soldatov's catfish (*Silurus soldatovi*). *Ecotoxicology and environmental safety*, 80, pp.258-265.
- Zibrowius, H., 1991. Ongoing modification of the Mediterranean marine fauna and flora by the establishment of exotic species. *Mésogée (Marseille)*, 51, pp.83-107.